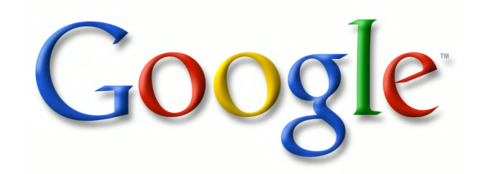
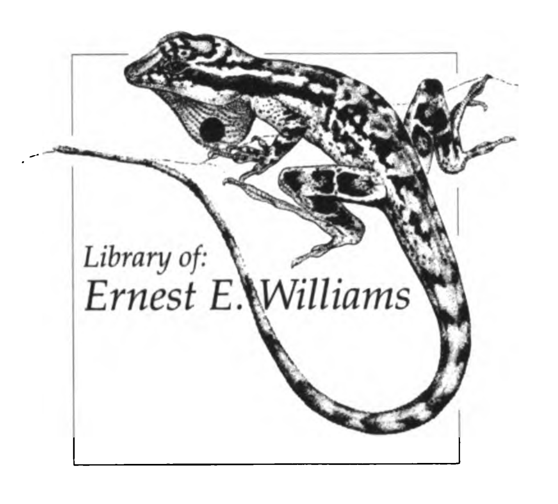

Google




Library of:
Ernest E. Williams

LA CYTODIÉRÈSE DE L'ŒUF

La vésicule germinative et les globules polaires

CHEZ LES

BATRACIENS

PAR

J. B. CARNOY et H. LEBRUN

(Extrait de la Revue « **La Cellule** », *t. XIV,* 1^r *fascicule.)*

(Mémoire déposé le 1er *mars* 1898.*)*

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'Place, 39.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, Libraire.
rue de Namur, 11.

LA CYTODIÉRÈSE DE L'ŒUF

La vésicule germinative et les globules polaires

CHEZ LES

BATRACIENS

PAR

J. B. CARNOY et H. LEBRUN

(Extrait de la Revue « **La Cellule** », *t. XIV,* 1r *fascicule.)*

(Mémoire déposé le 1er *mars* 1898.*)*

LES URODÈLES

SECOND MÉMOIRE

AXOLOTTL et TRITONS

LES URODÈLES.

III.

AXOLOTTL *(Siredon pisciformis,* SHAW). PL. XIII.

Nous n'avons eu à notre disposition qu'une dizaine d'individus de cette espèce : quatre jeunes, dont les plus gros œufs mesuraient de 240 μ à 250 μ, et le noyau de 170 μ à 200 μ, et quelques adultes, portant des œufs mûrs ou approchant de la maturité.

Ce nombre est beaucoup trop restreint pour que nous puissions espérer d'avoir rencontré toutes les variations ou tous les genres de figures. Néanmoins, celles-ci s'étant montrées peu variables chez nos individus, nous croyons que la PL. XIII donnera une idée assez juste de ce qui se passe dans les œufs du *Siredon*.

Nous ne parlerons plus ex professo du cytoplasme ni du caryoplasme; nous ne pourrions que répéter ce que nous en avons dit dans notre premier mémoire à propos de la *salamandre* et du *pleurodèle* (1).

Nous nous permettrons aussi de renvoyer le lecteur à ce travail, lorsque, ce qui arrivera fréquemmeut, les figures que nous rencontrerons y auront déjà été décrites en détail.

Métamorphoses de l'élément nucléinien.

Sous le rapport des résolutions nucléolaires, l'axolottl forme le passage entre la salamandre et les tritons. Il se rapproche de la salamandre par le genre et l'ampleur des figures des deux premières périodes, il confine aux tritons par celles de la troisième. Tandis que, chez la salamandre et le pleurodèle, les nucléoles amassés au pôle inférieur du noyau se portent successivement et en petit nombre à la fois vers l'intérieur pour y émettre leurs figures, chez l'axolottl ils émigrent tous à la fois de la périphérie vers le centre, où ils se pressent les uns contre les autres en formant cet amas carac-

(1) Voir notre mémoire précédent dans « La Cellule », t. XII, 2e fasc., p. 248 et 257.



téristique des tritons à la dernière période. En outre, chez l'axolottl comme chez ces derniers, la résolution se fait alors par voie centrifuge, c'est-à-dire de l'intérieur vers l'extérieur de l'amas central, comme nous le verrons bientôt.

Notons encore un fait intéressant. L'axolottl, pendant la première période, présente à la fois la résolution *spirillaire* de la salamandre et la résolution en *goupillon* du pleurodèle, c'est même cette dernière qui est la plus commune. Sous ce rapport, le *Siredon* est très voisin du pleurodèle.

Avant de passer à la description des phénomènes des diverses périodes, nous ferons remarquer que toutes les figures de la Pl. XIII, hormis la fig. **5**, sont tirées d'un même individu, un adulte, dans lequel les résolutions nucléolaires se sont présentées avec une évidence particulière à cause du volume exceptionnel des nucléoles, surtout pendant la première période.

§ 1. *Première période* (fig. **1** à **8**).

Comme chez la salamandre, cette période peut se diviser en deux temps : 1° disparition du boyau primitif; 2° résolutions diverses des nucléoles.

1° *Disparition de l'élément nucléinien primitif.*

Les œufs très jeunes, dont le noyau mesure de 18 μ à 20 μ, fig. **1**, présentent généralement un boyau nucléinien typique, dont on peut suivre les anses modérément serrées sur une grande étendue; ce boyau paraît continu. Il est souvent noueux, comme l'indique la figure. Sur les préparations colorées, les sphérules, dans certains noyaux du moins, sont séparées par une zone hyaline. Cette structure rappelle celle du boyau typique des arthropodes, tant de fois décrit, dans lequel on distingue alternativement des disques colorés et non colorés renfermés dans un étui.

Le filament primitif donne souvent naissance à un très petit nombre de nucléoles primaires; il y en a trois sur la fig. **1**.

Cet état dure peu. Les sphérules se gonflent, grossissent et s'élargissent, en même temps qu'elles prennent un aspect granuleux, et l'on arrive ainsi insensiblement à la fig. **2**. En effet, les innombrables granules du boyau ne tardent pas à s'échapper et à se répandre dans le caryoplasme environnant; chaque anse est bientôt remplacée par une bande granuleuse

assez large, toujours irrégulière de contours. Le lecteur a compris qu'il a sous les yeux une *résolution en magma* (1); dans la FIG. **3**, ce magma est complet et tout à fait typique.

Nous n'avons pas trouvé d'autre mode de résolution chez les divers individus jeunes ou adultes que nous avons pu examiner. Le boyau nucléinien primitif de l'axolottl se comporte donc comme celui de la salamandre(2).

Nous n'avons pas besoin de faire remarquer que les images fournies par ce mode sont des plus variables. A côté des images comme celles de la FIG. **3**, on en trouve d'autres : les unes sont vacuolisées à divers degrés, les autres ont leurs granules uniformément répandus dans tout le noyau, d'autres présentent des espaces plus ou moins étendus sans granules et où, par conséquent, le caryoplasme reste hyalin, etc. Parfois aussi, la partie centrale du cordon primitif, rappelant en cela la résolution irradiante, persiste au milieu des plages granuleuses pendant assez longtemps, avant de se résoudre elle-même en granules, comme dans la FIG. **19**, PL. I de la salamandre. Mais ce sont là des détails insignifiants. Ajoutons cependant qu'il n'est pas rare de rencontrer des œufs qui n'ont pas plus de 40 μ à 50 μ et dans lesquels le magma est déjà complétement formé.

2° *Résolutions nucléolaires.*

Le magma n'a pas longue durée; tous ses granules se dissolvent peu à peu, à part ceux qui sont destinés à l'élaboration des nucléoles secondaires (3), et le caryoplasme reprend lentement son aspect hyalin. Entretemps, les nucléoles primaires et les premiers nucléoles secondaires achèvent leur développement; ils mûrissent et sont prêts à donner leur figure, FIG. **4** et **5**. De même que chez la salamandre, les résolutions nucléolaires débutent très tôt, c'est-à-dire avant que le magma n'ait entièrement disparu. Nous n'avons pas rencontré de noyaux où il n'y eut que des nucléoles et du caryoplasme sans granules nucléiniens provenant du magma.

Les figures nucléolaires de la première période sont beaucoup moins variées que chez la salamandre. Nous n'avons pas trouvé de magmas secondaires ni de figures en boudins (4). Nous avons seulement constaté l'existence de la résolution *serpentine* et de la résolution en *goupillon*.

(1) Mémoire précédent, p. 223.
(2) Ibidem, p. 225.
(3) Ibidem, p. 226.
(4) Ibidem, p. 227.

a) *Résolution en goupillon.*

Ce mode est de loin le plus commun chez l'axolottl, à en juger par nos individus; huit sur dix le présentaient. Le *Siredon* se comporte donc à cette période comme le pleurodèle (1) et non comme la salamandre. La FIG. 5 représente un exemple de ces sortes de figures. L'œuf mesurait 230 µ et le noyau 125 µ. Elles débutent généralement lorsque les œufs atteignent ce volume; nous en avons cependant remarqué dans des noyaux qui n'avaient que 100 µ et où le magma était encore bien fourni. Celui-ci se voit encore également dans la FIG. 5, entre les nouveaux cordons, bien qu'il soit déjà fort atténué.

Les figures se forment comme chez le pleurodèle. Le nucléole émet un filament plus ou moins long, souvent assez court, qui se débite en tranches parallèles, irrégulières, FIG. 5, en haut. Celles-ci s'écartent en se fragmentant et donnent ainsi naissance à des cordons, à des traînées de disques ou de sphérules, parfois assez étendues. Alors se forment les goupillons. Ils sont de deux sortes. Tantôt le caryoplasme s'irradie tout autour des cordons et les granules cheminent sur les rayons à mesure qu'ils se détachent des disques centraux. Ce sont les goupillons irradiants. Notre figure en porte plusieurs. Les rayons y sont peu marqués, mais plus tard, lorsque le magma a disparu et que le caryoplasme devient hyalin, ils s'accentuent davantage et s'étendent beaucoup plus loin.

Cependant, le plus souvent, les filaments fragmentés se transforment en goupillons barbillés ou bouclés. On en voit plusieurs beaux exemples sur la FIG. 5. Ces figures se forment comme les figures correspondantes de la salamandre. Les disques ou fragments centraux se déroulent en filaments ou en boucles qui s'étendent plus ou moins loin. Nous reviendrons sur ces images en parlant de la seconde période.

Les goupillons irradiants ne nous semblent pas persister longtemps. Il n'en est pas de même des figures filamenteuses ou bouclées. Celles-ci se succèdent sans variations notables pendant un laps de temps considérable. Nous les retrouverons encore durant les deux périodes suivantes.

b) *Résolution spirillaire.*

Ce mode, typique pour la salamandre, nous ne l'avons rencontré que sur deux individus, un jeune et un adulte. Toutes nos figures sont tirées de ce dernier. Les figures en goupillons y faisaient totalement défaut pendant la première période.

---

(1) Mémoire précédent, p. 261, PL. IV, FIG. 5, 7 à 9.



Les serpenteaux commencent à se former au sein du magma persistant: témoin la FIG. **4**. Les premiers nucléoles se résolvent, en effet, en filaments tortueux; sur la figure on en voit un qui est en train de les dérouler. Cette FIG. **4** est intéressante, car elle prouve indubitablement que les serpenteaux font suite au magma primaire. Elle prouve également que l'appareil filamenteux, qui succède au boyau primitif, ne dérive pas directement des granules du magma, qui s'aligneraient à la file, mais provient indubitablement des résolutions nucléolaires.

L'œuf de la FIG. **4** mesurait 240 μ et son noyau 125 μ.

A cette période, les nucléoles se développent et grossissent beaucoup avant de débiter leur contenu; il y en a qui deviennent énormes. Témoin la FIG. **6**, dans laquelle trois de ces nucléoles géants entrent en résolution en même temps. En dehors de ces nucléoles, on trouve seulement un caryoplasme encore chargé de granules colorables, derniers restes, croyons-nous, du magma primitif, mais dépourvu de toute trace de filaments nucléiniens. L'œuf de cette figure mesurait 320 μ et le noyau 142 μ.

Les deux figures suivantes, FIG. **7** et **8**, indiquent la transformation des produits de débourrement en serpenteaux. Ceux-ci, chez l'individu que nous étudions, sont épais, noueux et assez grossiers. Chez l'autre individu, ils étaient plus réguliers et plus délicats, mais rien n'est comparable chez l'axolottl, pour ce mode de résolution, aux figures de la salamandre (1).

L'œuf de la FIG. **8** mesurait environ 700 μ et son noyau 300 μ. Elle marque la fin de la première période ou le début de la seconde, et correspond à la FIG. **29**, PL. I, de la salamandre.

§ 2. *Deuxième période* (FIG. **9**).

On peut voir déjà sur la FIG. **8** des asters représentant la coupe des cordons rayonnants, ou goupillons. Ceux-ci indiquent le commencement de la seconde période. La FIG. **9** fait suite à la figure précédente; l'œuf d'où elle provient, mesurait 776 μ, et le noyau 328 μ seulement. Elle fait suite également aux figures en goupillons de la première période, FIG. **5**, chez les individus que nous avons étudiés en premier lieu.

La FIG. **9** peut nous donner une idée du mode de résolution prédominant durant toute cette période : idée bien imparfaite, grossière même; car il est impossible de rendre par le dessin ces admirables figures. Elles n'ont pour rivales que les figures en boucles de la salamandre, FIG. **40**, PL. III, au début de la troisième période.

(1) Mémoire précédent, PL, I, FIG. **26** à **29**.

La genèse de ces figures a été expliquée dans notre premier travail, p. 240. Les nucléoles émettent un ou plusieurs gros bourgeons ou ramifications puissantes qui s'étendent plus ou moins loin, à gauche de la FIG. **9**. Ces productions noueuses se scindent en articles ou blocs qui se séparent et s'éloignent les uns des autres. En même temps, il s'en dégage de tous côtés des filaments simples ou des anses bouclées, comme cela se voit sur la figure à gauche et en haut, qui constituent les barbes du goupillon; celles-ci sont donc formées de filaments nucléiniens véritables.

A côté de ces figures, toujours prédominantes, on en trouve d'autres : soit des tortillons, tels que ceux qui sont marqués à la partie gauche du milieu de la FIG. **9**. Les trois massifs de la partie droite, qui ressemblent à des tortillons plus compliqués, n'en sont pas; ils représentent des cordons bouclés coupés en travers. La diversité des figures dépend de la manière dont se fait le débourrement du nucléole. Lorsque celui-ci, au lieu de donner d'abord de gros bourgeons qui se transforment plus tard en filaments latéraux, émet directement son contenu, il produit une masse filamenteuse enchevêtrée et plus ou moins compliquée, au lieu de figures en boucles.

Ces figures si remarquables se répètent sans interruption jusqu'à la troisième période, c'est-à-dire jusqu'à l'étape de la FIG. **10**, dont l'œuf mesurait 1260 μ et le noyau 420 μ, en moyenne. Elles persistent donc très longtemps.

Pendant la *seconde période*, l'axolottl l'emporte sur tous les batraciens que nous avons eu l'occasion d'étudier par l'ampleur et la beauté de ses figures nucléolaires.

§ 3. *Troisième période* (FIG. **10** — **14**).

Chez les deux batraciens qui ont fait l'objet de notre premier mémoire, la troisième période s'indiquait par un mode particulier de résolution : la résolution en *pattes d'oie* (1). Ce mode existe chez l'axolottl; mais les pattes y sont peu visibles, difficiles à discerner et font souvent défaut. Il faut donc recourir à un autre caractère.

1° Ce caractère, nous le trouvons dans ce fait que tous ou presque tous les nucléoles d'une même génération se portent ensemble de la périphérie au centre du noyau, pour former ce que nous appellerons l'*amas central* de la troisième période.

(1) Mémoire précédent, p. 239.

La FIG. **12** représente la coupe équatoriale d'un de ces amas au moment où il vient de se former; on voit qu'il est *plein*, c'est-à-dire que les nucléoles le remplissent jusqu'au centre, et, lorsque la résolution n'a pas commencé, on n'y trouve aucune sorte de filaments; le noyau ne renferme alors que du caryoplasme et des nucléoles. Dans les périodes antérieures, il en était autrement. Les nucléoles, pour se résoudre, se détachaient isolément ou en petit nombre pour venir émettre leurs figures, çà et là, dans le caryoplasme : FIG. **6** à **9**.

Cette question sera traitée plus longuement à propos des tritons.

Les résolutions nucléolaires débutent au centre de l'amas, la FIG. **12** le prouve clairement; quelques nucléoles seulement ont émis leurs figures. On a reproduit dans ce dessin les petits filaments ou tronçons de filaments qui se trouvaient sur la coupe équatoriale, la seule coupe qui renfermât des éléments figurés. Les autres nucléoles se résolvent ensuite à partir du centre vers la périphérie, de telle sorte que la marche de la résolution est *centrifuge*. La FIG. **11** représente une résolution déjà avancée; il ne reste plus qu'une légère zone de nucléoles intacts à la périphérie de l'amas et la *plage de résolution* est devenue très étendue. L'œuf de la FIG. **13** était dans le même état, on a représenté la calotte supérieure de l'amas avec le restant des nucléoles en voie de débourrement; les coupes équatoriales étaient semblables à la FIG. **11**, mais portaient moins de nucléoles encore. Nous avons compté plus de 60 filaments nucléolaires sur les diverses coupes de l'amas.

Enfin, la FIG. **10** marque la fin d'une résolution; on n'y trouve plus de nucléoles intacts. A la périphérie sont rangés les nombreux nucléoles de la génération suivante, qui sont vacuoleux déjà et ne tarderont pas à se porter vers le centre pour y émettre leurs figures. Il y avait environ 600 nucléoles mûrs à la périphérie de ce noyau.

Telle est la marche générale des résolutions nucléolaires durant la troisième période chez l'axolottl; elle est toute différente de celle qui est suivie chez la salamandre et le pleurodèle, ainsi que nous l'avons dit plus haut, p. 113.

2° Quant aux figures elles-mêmes, elles sont faciles à analyser. Remarquons d'abord qu'elles diminuent d'ampleur à mesure que l'œuf augmente en âge; nous avons constaté la même particularité chez la salamandre (1). Sur la FIG. **10**, qui est la plus jeune, on retrouve les images de la seconde période, FIG. **9**. Seulement, les filaments latéraux sont plus déliés, moins

(1) Mémoire précédent, Pl. III.

étendus et les boucles sont devenues plus rares. Sur deux œufs du même âge environ, mesurant 1200 µ et qui avaient les mêmes figures, nous avons remarqué deux cordons munis d'une patte d'oie bien nette. Nous en avons trouvé davantage sur des œufs plus âgés, mesurant en moyenne 1500 µ et leur noyau 450 à 500 µ. La FIG. **11** représente la masse centrale d'un de ces œufs; la résolution en patte d'oie y est évidente. Les nucléoles, avant de lancer leur filament, émettent un certain nombre de protubérances pédicellées, terminées par une sphérule, et qui constituent la patte. Sur les œufs plus âgés, comme ceux des FIG. **12** et **13**, nous n'avons plus rencontré ce mode de résolution. Il est ainsi du reste chez la salamandre où les pattes sont si développées et si évidentes : en effet, sur les FIG. **45**, **46** et **48** de la PL. III, celles-ci ont disparu. Du reste, répétons-le, les pattes d'oie sont plus difficiles à discerner et nous paraissent faire souvent défaut chez l'axolottl. Nous verrons qu'il en est de même chez les tritons.

A partir du stade de la FIG. **12** : œuf, 1540 µ, noyau, 450 µ, jusque vers la fin du développement, marqué par la FIG. **13** : œuf, 1950 µ, noyau 480 µ, les figures ont généralement l'aspect de nos dessins. Ce sont des goupillons très minces à barbes très délicates, réunies par groupes étoilés et disposés en étage. Elles sont identiques à celles de la salamandre à la même époque, FIG. **46** et **48**, PL. III. Elles se forment aussi de la même manière. A ce moment de la maturité, on voit le filament nucléinien, d'abord grossier et formé de masses irrégulières, FIG. **14**, en bas et en haut, s'égaliser et se transformer à l'intérieur des nucléoles en cordons dont tous les barbillons sont parfaitement formés : FIG. **14**, gros nucléoles du milieu. Le lecteur voudra bien comparer cette figure avec les figures précitées de la salamandre. La FIG. **14** reproduit la plupart des nucléoles de la FIG. **13** à un plus fort grossissement : apochr. 1,30 × 8; les figures sont nettement visibles à l'intérieur de ces corps. S'il en était encore besoin, nous trouverions ici la preuve convaincante de l'origine nucléolaire des figures nucléiniennes.

La déhiscence des nucléoles se fait par un procédé intéressant. Il apparaît, généralement à une de leurs extrémités, une vacuole qui, en grandissant, distend la calotte antérieure et finit par la briser; le filament peut alors s'échapper librement par l'ouverture. Sur le gros nucléole de la FIG. **14**, la rupture est sur le point d'avoir lieu, et le cordon s'insinue dans la vacuole en se dirigeant vers la future ouverture.

A cette époque, on trouve assez souvent les filaments nucléolaires disposés parallèlement ou croisés, de façon à former des groupes binaires,



FIG. **12** et **13**. Nous avons constaté le même phénomène chez la salamandre, FIG. **50**, PL. III. Les filaments de ces paires sont des *produits de résolution*, et nullement le résultat d'une division soit longitudinale, soit transversale d'un élément nucléinien préexistant, comme l'admettent les auteurs.

3° Un mot pour finir sur la résolution considérée en elle-même.

Comme dans les batraciens étudiés précédemment, toutes les figures se désagrègent les unes après les autres; elles subissent la résolution granuleuse. Nous avons vu bien des fois les belles figures en boucles se défaire plusieurs ensemble et être remplacées par des amas d'innombrables granules, comme nous l'avons figuré pour la salamandre, FIG. **43** et **44**, PL. III, et pour le triton, FIG. **50**, PL. VIII. Mais à partir de la seconde période, on trouve toujours des portions de figures qui se détachent sous la forme de sphérules de diverse dimension et qui sont les futurs nucléoles (1). Ceux-ci se dirigent sans tarder vers la périphérie en formant une zone plus ou moins étendue, ainsi que cela se voit sur nos FIG. **8** et **9**. Le même phénomène se continue pendant la troisième période, FIG. **10** et **11**. On a inscrit sur la première de ces figures les innombrables granules dont est bondé le caryoplasme à la fin d'une résolution, et qui se dissolvent promptement.

On remarquera sur la FIG. **13** les sphérules qui sont interposées aux étoiles sur le trajet des cordons. Lors de la résolution des étoiles en granules, ces sphérules persistent et servent à former de nouveaux nucléoles. On trouve aussi çà et là des nucléoles qui émettent des sphérules pédicellées, FIG. **13** et **14**. Nous croyons que ces sphérules, parfois assez nombreuses, se détachent de leur pédicelle et contribuent également à la formation d'une nouvelle génération nucléolaire. Telle est la double origine des nombreuses sphérules de la FIG. **13**.

Nous avons dit que la FIG. **12** était au début d'une résolution; celle-ci n'a donc pu donner de nouveaux nucléoles. Néanmoins, on en voit un assez grand nombre, surtout à la périphérie de l'amas. Ces petits corps appartiennent à la résolution précédente, sans aucun doute. Car bien souvent les nucléoles mûrs de la périphérie se portent déjà vers le centre, alors que celui-ci n'est pas encore dégagé des produits de la résolution antérieure soit granules, soit sphérules. Que l'on suppose les derniers filaments de la FIG. **10** résolus en granules et sphérules, et que les gros nucléoles périphériques, qui sont à maturité, fassent irruption dans la plage de résolution, on aura exactement l'image de la FIG. **12**.

(1) Voir notre mémoire précédent, p. 278.

Résumé.

Nous pouvons résumer de la manière suivante nos recherches sur les figures nucléiniennes de l'axolottl.

1° A part quelques cas rares et indécis de résolution irradiante, le boyau primitif des jeunes œufs subit la résolution en *magma.*

2° Dans la plupart des individus, durant la seconde partie de la première période, les nucléoles primaires et secondaires produisent des figures en *goupillons* soit irradiants, soit surtout à barbes filamenteuses simples ou bouclées.

Cependant, sur deux axolottls, nous avons constaté la résolution *serpentine*, comme chez la salamandre.

3° A la seconde période, les figures sont identiques sur tous les individus; les plus importantes sont les goupillons bouclés qui prennent une ampleur remarquable.

4° Pendant la troisième période, les figures sont encore essentiellement les mêmes; seulement la longueur des barbillons se réduit de plus en plus, en même temps que leur finesse devient extrême.

A la fin, avant la formation des globules, les nucléoles émettent de simples filaments, à contours réguliers (1).

Il suit de là que, chez la plupart des individus, après la disparition du boyau primitif, on ne rencontre plus, pendant toute la durée du développement, qu'une seule sorte de figures : les goupillons à barbes latérales. Ces figures arrivent à leur apogée pendant la seconde période, pour décliner ensuite graduellement jusqu'aux cinèses polaires. Les résolutions nucléolaires sont donc d'une uniformité frappante chez le *Siredon.*

OBSERVATIONS ANTÉRIEURES.

R. Fick (2) s'est occupé assez longuement des œufs d'axolottl, mais surtout au point de vue de la fécondation. L'auteur avoue lui-même, p. 535, qu'il n'a étudié que les derniers stades de la maturation sur des œufs de 2 mm. de diamètre environ, et il en donne seulement trois figures.

Remarquons d'abord que sur ses fig. 1 et 3 il représente le noyau nageant dans une cavité hyaline, « Höhle ». Celle-ci n'est pas naturelle; elle est

(1) Si nous en jugeons par la fig. 2 de Fick, dont nous allons parler.

(2) R. Fick : *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies;* Aus d. anat. Institut zu Würzburg. Leipzig, 1893.

un produit artificiel, dû à la rétraction particulièrement considérable du noyau sous l'influence des réactifs infidèles qui ont été employés; à l'état normal, le noyau occupe entièrement cette cavité; il ne peut exister de doute à cet égard (1).

Ces deux figures portent l'amas central nucléolaire de la fin de la troisième période.

On voit dans sa fig. 2, au milieu des nucléoles, des bâtonnets et des filaments, les uns courts, les autres allongés et se croisant par paire. Ces images, dit l'auteur, sont identiques à celles de Rückert et la description de ce dernier s'applique mot pour mot aux figures de l'axolottl. Au surplus, il se range à l'avis de Rückert et de Born pour considérer ces filaments comme la continuation directe du réticulum primitif, p. 535 et 592.

Tel n'est pas notre avis, le lecteur le sait. D'abord Fick a eu sous les yeux des filaments provenant des nucléoles, ainsi que nous venons de le dire, p. 121. Ensuite, leur disposition par paires, d'ailleurs très irrégulière, s'explique sans le secours d'une division longitudinale, qui n'existe à aucun stade de l'œuf chez les batraciens (2). Pour le reste, l'auteur n'ayant pas étudié les œufs durant les innombrables étapes précédant la maturité, il ne pouvait avoir la compétence nécessaire pour trancher la question de la permanence du boyau primitif; il aurait dû réserver son jugement.

On trouve dans l'ouvrage bien connu de Flemming sur la cellule (3) une image se rapportant au *Siredon*, fig. G, p. 134. Cette image est analogue à notre FIG. 5, et appartient à la première période; elle fait suite au magma et se reproduit, avons-nous dit, pendant assez longtemps.

Flemming pense que les cordons formés de tranches parallèles, qu'il dessine, existent à l'état naturel et ne sont pas l'effet des réactifs; néanmoins il n'ose se prononcer catégoriquement sur ce point. Ces sortes de figures sont certainement naturelles, nous le savons.

La description qu'en donne l'auteur n'est pas suffisante pour éclairer le lecteur sur leur constitution. Il se contente d'affirmer que des disques d'un cordon portent de minces fils très pâles qui traversent les espaces libres et les rattachent aux autres cordons. De quelle nature sont ces filaments? Flemming ne le dit pas. A en juger par les traits de sa figure, ils devraient ne représenter que des rayons du caryoplasme. Mais, comme

(1) Mém. précédent, p. 215.

(2) Mémoire précédent, p. 243, FIG. 50 de la Pl. III.

(3) Flemming : *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung;* Leipzig, 1882.

l'auteur, à cette époque, n'admettait pas l'existence d'un réseau plastinien dans le noyau, il a sans doute considéré les minces fils dont il parle comme étant de même nature que les disques eux-mêmes.

FLEMMING voit dans ces sortes de figures des modifications de l'élément nucléinien primitif de l'œuf, et il rapproche leur structure de celle du boyau des *Chironomus*, à cause de la présence des disques centraux.

Le lecteur sait qu'il n'en est pas ainsi. Le boyau primitif de l'œuf a disparu depuis longtemps; les cordons sont des *figures nucléolaires*; leurs disques se forment par la fragmentation d'un filament émis par le nucléole, ou du nucléole lui-même. A aucun point de vue, ces figures ne sont identifiables avec le boyau des *Chironomus*.

FLEMMING a eu sous les yeux nos goupillons, et très probablement nos goupillons à barbillons nucléiniens simples ou bouclés. Ceux-ci peuvent s'enchevêtrer d'un cordon à l'autre, mais non rattacher ou lier les cordons entre eux, comme l'auteur l'a pensé.

BELLONCI (1) donne quelques figures tirées des œufs de l'axolottl. Dans sa fig. 4, Taf. I, il représente des œufs jeunes contenant, dit-il, un gros nucléole et de nombreuses granulations chromatiques réunies par des fils.

Cette figure, mal dessinée, représente simplement le boyau typique des jeunes ovocytes, comme dans notre FIG. 1.

Les œufs plus âgés de ses fig. 8, 17, 18, 20, Taf. I, contiennent, d'après lui, un beau réseau chromatique, qu'il compare à celui qu'à décrit FLEMMING, et de nombreux nucléoles.

La fig. 8 de l'auteur représente un noyau d'où le boyau primitif a presque entièrement disparu; il est remplacé par un magma peu fourni, à en juger par l'aspect de la figure.

Quant aux fig. 17 et 20, elles sont, en effet, comparables à celle de FLEMMING. Mais, loin de représenter le réticulum typique du début, elles portent des goupillons issus de la résolution nucléolaire. Sur la fig. 20, il reste encore des débris du magma. La fig. 17 qui représente un stade plus avancé en est débarrassée.

La fig. 18, — à laquelle il faut joindre sa fig. 14, — représenterait, d'après l'auteur, un noyau traversé de canalicules anastomosés.

Cette figure, ainsi que la figure 14, reproduit simplement un magma vacuoleux bien accentué. La fig. 8 est beaucoup plus jeune que la fig. 17 et la fig. 20.

(1) BELLONCI : *Sui nuclei polimorphi delle cellule sessuali degli Amphibii;* Bologna, 1886.



Les nucléoles que l'auteur mentionne et dessine dans les figures précédentes, ce sont des nucléoles secondaires issus des produits de résolution du boyau primitif, et peut-être déjà, pour la fig. 17, des premiers goupillons nucléolaires.

BELLONCI représente dans sa fig. 16 une calotte nucléaire portant des amas de granules et des étoiles, qui ont trait à l'élaboration des nucléoles secondaires à l'aide des produits de résolution; on y reconnaît vaguement quelques indications de certains groupes de notre FIG. **15**.

O. SCHULTZE (1) ne donne qu'une figure de l'œuf en développement, sa fig. 23, Pl. XII. C'est une figure ordinaire de la troisième période, au moment de la maturité. Elle a été faussement interprétée par l'auteur, ainsi que nous le verrons en parlant de la résolution des nucléoles à la fin de ce mémoire.

(1) O. SCHULTZE : *Untersuchungen über d. Reifung und Befruchtung d. Amphibieneies;* Zeitschr. f. wiss. Zool, t. XLV, 1887.

IV.

LES TRITONS *(T. tæniatus* SCHN., *alpestris* LAUR. *et cristatus* LAUR.*)*.

Nous avons étudié le développement de l'œuf chez ces trois espèces (1).

Les tritons pondent leurs œufs à partir d'avril; ils pondent plusieurs fois. Les larves vivent dans l'eau jusque vers la fin de l'année, puis mènent une vie terrestre ou du moins amphibie. Après l'hiver, les ovocytes commencent à se développer. Ils mettent deux ans pour arriver à maturité; les femelles au moment de la première ponte sont donc âgées de trois ans; elles sont de deux années plus précoces que les salamandres (2).

Les ovocytes, après un an de développement, sont déjà volumineux. Voici quelques chiffres pris sur de jeunes tritons de deux ans, sacrifiés en février.

1° *Triton alpestris.*

a) Longueur, 7,2 c. : œufs gros, 430 à 460 μ; noyau, 210 à 225 μ.

b) Longueur, 7,5 c. : œufs gros, 450 à 500 μ; noyau, 212 à 280 μ.

c) Longueur, 7,7 c. : œufs, 480 à 520 μ; noyau, 230 à 240 μ.

2° *Triton tæniatus.*

a) Longueur, 5,2 c. : œufs les plus gros, 390 à 480 μ; noyau, 212 à 232 μ.

b) Longueur, 5,6 c. : œufs gros, 440 à 500 μ; noyau, 216 à 228 μ.

c) Longueur, 6,2 c. : œufs gros, 392 à 480 μ; noyau, 208 à 224 μ.

Comme on le voit, ces chiffres sont assez concordants chez les individus d'une même espèce. Nous avons choisi dans nos notes ceux qui se présentaient le plus fréquemment. Il y a de nombreuses exceptions. Ainsi, nous avons trouvé des *alpestris* dont les plus gros œufs ne mesuraient que 300 μ, et d'autres en revanche qui en mesuraient 580 μ. De même, chez le *tæniatus*, on trouve des écarts considérables. Cela est d'autant plus conce-

(1) Sur nos Planches, le chiffre des figures est suivi des lettres A, C, T, pour indiquer qu'elles sont tirées respectivement de l'*alpestris*, du *cristatus* ou du *tæniatus*.

(2) Mémoire précédent, p. 220.

vable que les femelles font plusieurs pontes successives; les individus sacrifiés au même moment peuvent donc avoir des âges différents.

En général, à la fin de la première année de leur développement, les plus gros œufs sont arrivés au commencement de la période secondaire ou hétérogène; ils ont, en effet, les figures de cette époque; on les décrira plus loin.

Au mois de janvier-février suivant, les œufs les plus volumineux approchent de leur volume définitif et seront certainement pondus en avril-mai. Ainsi ceux de l'*alpestris* mesurent de 1150 à 1300 μ, et leur noyau, 380 à 400 μ. Nous en avons cependant remarqués qui n'avaient que 900 μ et même 740 μ; ils appartenaient sans doute à des individus des dernières pontes.

Les tritons augmentent peu de taille pendant cette année; l'*alpestris* n'a que 8 c. à 8,8 c. au moment de la maturité des premiers œufs.

CHAPITRE I.

Développement des ovocytes.

Nous n'avons rien d'important à ajouter à ce qui a été dit sur la structure du cytoplasme et du caryoplasme à propos de la salamandre et du pleurodèle. Nous avons d'ailleurs dessiné le réticulum plastinien dans les noyaux de tous les âges. Quant au protoplasme, nous l'avons reproduit également dans les jeunes œufs, FIG. **1**, **6**, **8**, **9** et **16**. Les FIG. **6** et **16**, qui sont typiques, sont identiques aux FIG. **6**, **15** et **18**, PL. I, de la salamandre, et aux FIG. **25** et **31** du pleurodèle. Sur les autres figures : FIG. **1**, **8**, *a-e*, **9**, *a*, le réseau est moins évident, parce que l'enchylème est plus chargé de granules, ou que ceux-ci sont plus grossiers. On trouve souvent ces figures chez les tritons à côté des premières, dans lesquelles le réticulum est de toute évidence et d'une régularité remarquable.

Nous ne reviendrons non plus sur la formation des enclaves et les modifications qu'elles amènent dans le cytoplasme. Ces phénomènes sont calqués sur ceux que nous avons décrits dans le mémoire précédent (1). Disons seulement que les plages formatrices des enclaves apparaissent à la fin de la deuxième année, c'est-à-dire vers la fin de la première période, lorsque les œufs ont de 340 à 400 μ; nous en avons même trouvé de très nettes, chez le *taeniatus*, dans des œufs qui ne mesuraient que 300 μ.

(1) Mémoire précédent, p. 248 et suivantes.

Métamorphoses de l'élément nucléinien.

On peut distinguer chez les tritons les trois périodes que nous avons décrites chez les autres batraciens. En outre, ici comme là, c'est pendant la première période que les figures présentent les variations les plus considérables d'individu à individu; durant les deux dernières périodes, les figures sont, quant à leurs caractères essentiels, les mêmes chez tous les animaux.

§ 1. *Première période*

(FIG. **1** à **21**, PL. VI; FIG. **29** et **30**, PL. VII).

Parlons d'abord de la résolution du boyau primitif.

1° *Disparition de l'élément nucléinien.*

Nous avons dit plus haut, p. 114, que chez l'axolottl, comme chez la salamandre, le boyau subit, en règle générale, la résolution en *magma*. Il n'en est pas de même dans les tritons; on y rencontre le plus communément la *résolution irradiante*, comme chez le pleurodèle.

a) Résolution par irradiation.

Le boyau primitif, FIG. **1**. A, et FIG. **6**. T, est tantôt continu, tantôt scindé çà et là en anses plus ou moins allongées et entortillées. Sur la FIG. **6**, il a donné naissance à 4 nucléoles primaires. Il ne tarde pas à s'épaissir et à prendre un aspect granuleux, FIG. **2**. A. De bonne heure, des granules s'en détachent pour se répandre dans le caryoplasme et se diriger vers la périphérie pour s'y reconstituer en nucléoles secondaires. On aperçoit plusieurs de ces petits corps sur la FIG. **2**. A, qui porte également un gros nucléole primaire. A mesure que le noyau grandit, les anses s'écartent et le caryoplasme s'irradie de plus en plus; en même temps, les granules nucléiniens se détachent en masse et remplissent tout le noyau, FIG. **3**. A. Souvent l'irradiation est beaucoup plus marquée que dans cette figure et est aussi régulière et manifeste que dans la FIG. **23**, PL. I, de la salamandre. Chez certains individus, ces figures sont très belles; chez d'autres, au contraire, elles sont moins distinctes, tellement qu'elles se rapprochent parfois des figures en magma, et cela sur les trois espèces que nous avons étudiées.

Sur la FIG. **3**, les premiers nucléoles secondaires se sont développés et il s'en est formé de nouveaux.

Les cordons primitifs ne tardent pas à s'épuiser et à disparaître; la FIG. **4**. A, n'en porte plus trace. Nous avons remarqué plusieurs images

semblables à cette période, bien qu'elles ne soient pas très fréquentes. Elles sont intéressantes. A la partie supérieure, les granules de résolution se sont dissous presque totalement et le caryoplasme est mis à nu; en bas, la dissolution n'a pas encore eu lieu; on dirait que celle-ci se fait graduellement à partir d'un foyer ou d'un côté du noyau.

Lorsque cette dissolution sera achevée, le noyau présentera l'aspect de la FIG. 5. A, dans laquelle, à part quelques rares granules colorables, on ne distingue plus que le caryoplasme et les nucléoles de diverses générations.

La FIG. 7. T, provenant du *tœniatus*, est au même stade. Ici non plus il n'est possible de trouver la moindre trace d'un élément nucléinien quelconque. Rappelons que nous avons mentionné des figures semblables chez le pleurodèle, PL. IV, FIG. 4. Dans toutes ces figures, le boyau primitif a donc totalement disparu comme tel, sans laisser de trace en dehors des nucléoles. Ce fait est d'une importance exceptionnelle, et nous avons tenu à le vérifier avec le plus grand soin en parcourant toutes les coupes sériées des noyaux. Il ne faudrait pas s'attendre à rencontrer ces images en faisant quelques coupes chez l'un ou l'autre individu, elles sont toujours rares; néanmoins nous en avons rencontré plusieurs ensemble dans l'ovaire du jeune *tœniatus* qui a fourni la FIG. 7.

Cette rareté s'explique aisément. Car les nucléoles primaires et les premiers nucléoles secondaires se résolvent de bonne heure, en introduisant un nouvel élément nucléinien dans le noyau avant que les produits de la résolution primitive n'aient disparu; sur la FIG. 4, on voit déjà deux nucléoles mûrs qui s'avancent pour donner leur figure. Ce n'est que dans le cas particulier où le noyau peut se débarrasser de tous ses granules avant la première résolution nucléolaire, qu'elles sont possibles (1). Nous en avons noté une trentaine chez l'*alpestris* et le *tœniatus;* nous n'en avons pas rencontré une seule chez le *cristatus*, après la résolution irradiante.

On remarquera sur les FIG. 4, 5 et 7 le développement graduel des nucléoles secondaires; sur les deux dernières figures, plusieurs d'entre eux sont déjà en voie d'acheminement vers l'intérieur du noyau pour s'y résoudre.

b) Résolution en magma.

Ce mode n'est pas très fréquent et paraît se présenter sporadiquement. Nous l'avons rencontré dans les trois espèces, le plus souvent dans l'*alpestris*, et cela chez les individus jeunes et les individus adultes, et aux diverses époques de l'année. Il nous est arrivé plusieurs fois de sacrifier plus de

(1) Mémoire précédent, p. 226.

50 tritons sans en rencontrer un exemple bien caractérisé; mais d'autres fois aussi, sur des tritons d'une autre provenance, nous trouvions 5 ou 6 individus sur 10 qui la présentaient presque exclusivement. Nous ne pouvons donner la raison de ces différences.

La formation de ces magmas primaires est calquée sur celle des mêmes figures chez la salamandre, le pleurodèle (1) et l'axolottl (2). Nous ne nous y arrêterons plus. La FIG. **14**, PL. VI, représente un magma déjà âgé du *tæniatus*. Comme toujours, ces figures sont extrêmement variables d'aspect; dans les unes, on reconnaît encore les cordons primitifs; dans les autres, ils sont transformés en une masse homogène ou diversement vacuolisée; dans d'autres enfin, FIG. **14**, on trouve des massifs plus sombres et très fournis de granules, séparés par des plages où les granules sont beaucoup plus rares, etc., etc. Rien n'est plus polymorphe et plus capricieux que ces figures.

Ces magmas tantôt remplissent tout le noyau, tantôt en occupent le centre seulement, comme dans les FIG. **26** et **27** de la PL. V du pleurodèle; sur la zone hyaline périphérique, on voit un plus ou moins grand nombre de granules de résolution se dirigeant vers la périphérie, où ils s'accumulent pour se dissoudre ou pour servir à l'élaboration des nucléoles nouveaux.

c) *Résolution en boudins primaires.*

Le boyau primitif, au lieu de tomber en amas granuleux, se maintient dans sa forme tout en s'élargissant notablement. A un fort grossissement, on constate que ces cordons ont une structure filamenteuse plus ou moins accentuée ou masquée par les granules nucléiniens, comme dans les boudins secondaires dont nous parlerons tout à l'heure. Nous n'avons rencontré qu'une seule fois ces boudins primaires chez les urodèles, c'était sur un individu du *cristatus* capturé en mai, il y a 8 ans, par GILSON, FIG. **16**, **17**, **18**. C; depuis, nous n'avons plus jamais retrouvé ces figures à la période initiale.

d) *Résolution intégrale en nucléoles primaires.*

De même que celui de la salamandre et du pleurodèle (3), le boyau primitif des tritons peut se scinder intégralement en nucléoles dans les noyaux au début de leur développement. Nous en donnons deux exemples pris sur deux individus, l'un du *tæniatus*, l'autre du *cristatus*, FIG. **8**. T et **9**. C. Dans les deux noyaux des œufs *c* et *d*, FIG. **8**, une portion seulement du

(1) Mémoire précédent, p. 223, 266, PL. I, FIG. **6** et **7**, et PL. V, FIG. **26** et **27**.
(2) Voir plus haut, p. 114, PL. XIII, FIG. **1** à **3**.
(3) Mémoire précédent, p. 222, FIG **15**, PL. I; p 267, FIG. **31**, PL. V.



filament primitif s'est transformée en nucléoles; en *a*, *b*, *e* et *f*, il ne reste plus rien de ce filament; on n'y trouve plus que les masses nucléolaires qui en dérivent et le caryoplasme réticulé. De même sur la FIG. **9**, *a*, *b*, *c*, tout l'élément filoïde primitif a disparu. Les gros nucléoles de ces trois noyaux se sont formés en premier lieu, à la façon des nucléoles primaires ordinaires (1); le restant du boyau s'est scindé plus tard en sphérules nombreuses et de moindre volume. Quant aux noyaux *d* et *e* de la même figure, on y voit encore quelques filaments à côté des nucléoles ou des masses irrégulières qui résultent du boyau, mais il est possible que ces filaments soient déjà des produits de la résolution des nucléoles, bien que nous ne le pensions pas.

Ce mode de résolution se rencontre à l'état sporadique chez un assez grand nombre d'individus, mais sur certains il constitue la règle; c'était le cas pour ceux qui ont fourni les deux figures que nous venons d'analyser. Rappelons que nous avons constaté ce fait également chez le pleurodèle (2).

Il résulte de ce court exposé que le boyau originel peut subir des modifications bien différentes, mais qui ont ceci de commun qu'elles amènent sa disparition en tant qu'élément filamenteux ordinaire, et cette disparition est définitive. Dans le dernier mode que nous avons étudié, il est remplacé intégralement par un nombre plus ou moins grand de nucléoles primaires, et ne semble pas perdre de sa substance. Dans les autres modes, après avoir donné naissance éventuellement à un très petit nombre de nucléoles primaires, ses anses se développent beaucoup et se maintiennent quelque temps. Mais alors elles se désagrègent en un nombre incalculable de granules, dont une portion minime seulement est réservée et emmagasinée dans des nucléoles nouveaux; tout le reste se dissout. Le noyau primitif perd donc ici une partie notable de ses éléments.

La *durée* de la résolution primitive est variable et, à parler d'une manière générale, difficile à préciser. Voici quelques chiffres positifs. Le boyau a certainement disparu, à la suite de la résolution irradiante, sur les FIG. **4** et **7**. Or, l'œuf de la FIG. **4**. A, mesurait 160 μ et son noyau 88 μ; celui de la FIG. **7**. T, 112 μ et son noyau 64 μ. La FIG. **13**. C montre que la résolution serpentine a déjà envahi tout le noyau depuis quelque temps: cependant l'œuf d'où elle provient mesurait seulement 160 μ, et son noyau 90 μ.

(1) Mémoire précédent, p. 223, FIG. **31**, *a*, PL. V.

(2) Ibidem, p. 267.

Les magmas primaires ne persistent pas plus longtemps. Chez le *taeniatus* et l'*alpestris*, nous avons trouvé, succédant aux magmas, la résolution serpentine bien caractérisée dans des œufs qui mesuraient de 110 à 120 μ, et leur noyau 60 à 64 μ. Chez l'*alpestris*, nous avons constaté la disparition du magma et la formation de boudins secondaires dans des œufs de 96 μ, noyau 60 μ. L'œuf de la FIG. **15**. T, représentant le début du magma secondaire dans le *taeniatus*, mesurait seulement 80 μ, et son noyau 52 μ.

Il est inutile d'ajouter que, dans la résolution intégrale en nucléoles, le boyau primitif n'a qu'une existence éphémère; l'œuf *a* de la FIG. **8** ne mesurait que 20 μ et son noyau 14 μ; l'œuf *b*, 44 μ et son noyau 24 μ; l'œuf *a* de la FIG. **9** avait sensiblement le même volume que ce dernier.

2° *Figures nucléolaires de la première période.*

A partir du moment où le boyau a disparu, l'histoire de l'élément nucléinien de la vésicule se confond avec celle des nucléoles, c'est-à-dire avec les résolutions et reformations successives et indéfiniment répétées de ces corps. Ceux-ci, en effet, subissent le sort de l'élément primitif : après avoir donné leur figure, ils se désagrègent en granules et ne se maintiennent qu'à l'aide de nouvelles générations.

Nous avons dit plus haut que les nucléoles primaires et les plus âgés des secondaires se préparaient à émettre leur figure, déjà avant l'élimination complète des produits de résolution du boyau originel. Or, ces figures sont extrêmement variables chez les tritons; elles le sont tout autant que celles de la salamandre.

Nous avons rencontré les formes suivantes :

a) Goupillons irradiants,

b) Serpenteaux,

c) Magmas secondaires,

d) Boudins secondaires.

Un mot sur chacune d'elles.

a) Figures en goupillon.

Ces figures sont identiques d'aspect à la FIG. **3**. A, qui nous a servi à expliquer la résolution irradiante du boyau primitif, et à la FIG. **5**, PL. XIII, de l'axolottl, qui représente des résolutions nucléolaires et appartient à la période dont nous parlons. L'origine et la constitution de ces figures ont été expliquées plus haut, pp. 116 et 128; inutile d'y revenir.

Chez les tritons, nous n'avons rencontré ce mode de résolution qu'à la suite de la résolution irradiante du boyau; on dirait alors que c'est celle-ci qui perdure pendant très longtemps. Ce n'est là qu'une apparence due à la similitude des formes; un examen attentif fait découvrir entre les cordons des nucléoles en voie d'émettre leur figure.

Cependant ce mode est loin de se présenter toujours à la suite de la résolution irradiante; le plus souvent, en effet, c'est la forme serpentine qui apparaît alors, FIG. **13**. C.

b) Résolution serpentine.

D'après nos observations sur des centaines de tritons, cette forme est la plus commune. Nous venons de dire qu'elle se montre après la résolution irradiante; nous avons constaté de la façon la plus certaine qu'elle fait suite également aux magmas primaires dans beaucoup de cas. Dernièrement encore, sur deux *taeniatus* de deux ans, capturés dans une mare, et dont tous les jeunes œufs présentaient la résolution en magma, nous n'avons trouvé que des figures identiques à la FIG. **21**. T, dans tous les œufs plus âgés, jusqu'à ceux qui mesuraient 400 μ, et l'on pouvait voir déjà des serpenteaux dans des noyaux où les restes du magma étaient encore évidents — comme dans la FIG. **4**, PL. XIII, de l'axolottl.

La résolution serpentine est indiquée dans nos FIG. **13**. C, et **21**. T. On voit que les images sont identiques à celles des FIG. **26** à **28** de la salamandre. Elles se forment aussi de la même manière, à peu près. Généralement, les nucléoles volumineux se débourrent en plusieurs branches irrégulières se divisant et se subdivisant en filaments de plus en plus ténus qui, d'abord homogènes, prennent un aspect granuleux et se répandent en serpenteaux dans le caryoplasme, FIG. **5**. A. Sur cette figure, le caryoplasme s'irradie fortement; il n'en est pas toujours ainsi; le plus souvent, l'irradiation est peu marquée ou nulle. On voit sur la FIG. **13**. C, que les premières ramifications portent de petites barbes très rapprochées qui proviennent de la désagrégation des branches en masses séparées; ce sont ces masses qui s'allongent en serpenteaux; ceux-ci finissent souvent par s'isoler et se détacher les uns des autres. Le nucléole de la FIG. **21** rappelle celui de la FIG. **28** de la salamandre; il émet à une extrémité deux grosses branches qui vont s'allonger jusqu'à épuisement du nucléole et se ramifier en éventail, ainsi qu'on peut s'en convaincre par l'inspection de nucléoles plus avancés dans leur résolution. D'ailleurs, on trouverait difficilement deux nucléoles qui ont les mêmes allures.

Mentionnons encore un cas particulier qui se présente çà et là, mais qui est surtout fréquent chez certains individus. Les nucléoles, au lieu de donner naissance à des filaments, se désagrègent sur place en fragments grossiers. Ceux-ci se débitent à leur tour en masses de plus en plus petites. Ce sont ces derniers fragments qui s'allongent ensuite en serpenteaux, FIG. **30**. A, PL. VII.

Il nous reste à dire un mot de la FIG. **29**. A, PL. VII, qui appartient à la fin de cette période. On remarquera au milieu de cette figure trois gros nucléoles d'un aspect particulier. Ils simulent de vrais noyaux avec membrane, caryoplasme réticulé et nucléoles nucléiniens. Les dissolvants de la nucléine n'enlèvent que ces derniers, le réticulum n'est pas touché; il est de nature plastinienne. Ces corps dérivent des gros nucléoles filamenteux de cette période, tels que ceux des FIG. **13** et **21**. Au lieu de se débourrer, ils se résolvent en place; la nucléine disparaît des filaments, et son substratum mis à nu constitue le réseau plastinien. Peut-être, une partie des granules nucléiniens est-elle dissoute; nous ne pouvons l'affirmer. Mais on voit des granules cheminer le long des filaments et venir se réunir à certains endroits pour y former les petites sphérules de la figure, au nombre de une à trente. Cela fait, le nucléole disparaît et les sphérules libérées se rendent en bande vers la périphérie pour y former de nouveaux nucléoles. Nous avons fréquemment rencontré ces formations à la fin de la première période.

On remarquera, enfin, que l'on ne trouve dans ce noyau aucun élément nucléinien filamenteux; rien que du caryoplasme et des nucléoles de divers âges.

Les nucléoles irréguliers qu'on voit sur le pourtour de notre figure marquent le début de la seconde période.

Nos figures indiquent que les filaments de la résolution serpentine sont granuleux; cet aspect s'accentue de plus en plus et bientôt la figure disparaît par la séparation et la dispersion des granules élémentaires.

La FIG. **21** provient d'un individu à magma primaire; les FIG. **5** et **13** font suite à la résolution irradiante du boyau primitif.

c) *Résolution en magmas secondaires.*

Nous n'avons rencontré ce mode que sur deux individus à magma primaire. La FIG. **15**. T, fait suite à la FIG. **14**; toutes deux proviennent d'un très jeune individu de 3,5 c. de longueur, sacrifié en juillet, au milieu de la première année de sa vie terrestre. Les gros nucléoles, logés dans le magma, se débitent sur place en un amas de granules qui s'étendent et continuent



en alimentant le magma primaire. Tous les œufs de cet individu portaient de pareilles figures; les plus âgés mesuraient 176 μ, leur noyau, 110 μ; le magma secondaire s'est donc maintenu assez longtemps, puisque l'œuf de la FIG. **15** ne mesurait que 80 μ et son noyau 52 μ. Il est regrettable que nous n'ayons pas rencontré un autre individu semblable avec des œufs approchant de la seconde période; il eut été intéressant de constater si le magma secondaire se continuait jusqu'à la résolution hétérogène, ou s'il était suivi par d'autres figures, soit boudins, soit serpenteaux. Dans le second individu qui était adulte et qui portait aussi des magmas secondaires, les œufs de 180 à 350 μ présentaient la résolution serpentine; mais, les magmas y étant assez rares, on ne pouvait décider si les serpenteaux leur faisaient suite plutôt qu'à d'autres figures.

d) *Résolution en boudins.*

Ces figures font suite aux boudins primaires ou aux magmas primaires, chez certains individus.

Considérons d'abord le premier cas qui est indiqué sur les FIG. **18.** C, et **19.** C.

Sur la FIG. **18.** C, on aperçoit de gros nucléoles, dont un est presque mûr, à côté des boudins dérivant du boyau. Or, ces nucléoles émettent un ou plusieurs gros bourgeons qui s'allongent et se divisent en pénétrant dans la figure précédente. Nous avons décrit ce phénomène à propos des FIG. **9** et **10** de la salamandre (1).

La FIG. **19**, prise à un fort grossissement, donne une excellente idée de ces singulières productions. Les bras des boudins sont parcourus par de minces filaments qui se croisent ou restent plus ou moins parallèles, et qui sont plongés dans un stroma; ces filaments dérivent de l'appareil filoïde si fourni des immenses nucléoles de la figure, qui s'étend à mesure que les bourgeons s'allongent et se développent. Chez cet individu, les boudins se continuent vraisemblablement jusqu'à la période sécondaire. Sur l'œuf qui a fourni la FIG. **20**, — gr. : D × 2, — et qui était le plus volumineux de l'ovaire, on voit des fragments qui sont probablement des restes de résolution d'une figure semblable. Mais les gros nucléoles de la périphérie ont une structure identique à ceux de la figure précédente, structure qui est typique, et ils donneront, nous n'en pouvons douter, de nouveaux boudins

(1) Mémoire précédent, p. 228.



lors de leur débourrement. Or, cet œuf était déjà volumineux; il mesurait 402 μ sur 380 μ et son noyau 168 μ sur 128 μ; il n'est plus très éloigné de la période secondaire.

En second lieu, ces figures se rencontrent également après les magmas primaires. Nous ne les avions remarquées que deux fois durant nos recherches, lorsque, en décembre dernier, sur deux *tœniatus* et un *alpestris* d'un an de vie terrestre, pris sous une pierre, nous les avons trouvées faisant suite au magma primaire dans tous les œufs (1). Ces figures avaient la même constitution que celle de la FIG. **19**, — et de la FIG. **10** de la salamandre, — mais les bras étaient moins épais et plus nombreux. Elles existaient déjà dans des œufs de 96 μ, noyau 60 μ. Ces figures tantôt remplissent tout le noyau, tantôt laissent à la périphérie un liseré blanc renfermant de très gros nucléoles prêts à entrer en résolution, comme dans la FIG. **19**. Ces boudins s'atténuent de plus en plus avec l'âge. Ils sont encore bien marqués dans les œufs de 350 à 400 μ, — à peu près comme dans la FIG. **11** de la salamandre; — mais dans les œufs de 450 à 480 μ, ils deviennent tellement déliés et délicats qu'ils ressemblent à s'y méprendre à des serpenteaux. C'est ainsi que ces figures conduisent à la seconde période. Au total, les figures en boudins des tritons subissent les mêmes modifications que les figures semblables de la salamandre.

Tels sont les principaux genres de figures que nous avons pu recueillir chez les divers tritons, pendant la première période. Nous pouvons nous résumer comme il suit :

1° Le boyau primitif subit la résolution *irradiante* ou la résolution en *magma*; une seule fois, nous avons constaté la résolution en *boudins*.

2° Les résolutions nucléolaires qui suivent sont variées. On peut y distinguer :

La forme en goupillon et la forme serpentine.

Ce sont les plus communes, surtout la seconde.

La forme en boudins et en magmas secondaires.

Ces deux modes de résolution sont assez rares, principalement le dernier.

Les figures en goupillons ne se sont présentées qu'après la résolution irradiante du boyau primitif.

(1) Nous regrettons de n'avoir pu introduire quelques-unes de ces figures dans nos Planches, celles-ci étant tirées depuis trois ans.

Les figures serpentines, au contraire, se montrent aussi bien à la suite des magmas primaires qu'après la résolution irradiante.

Les figures en boudins et en magmas secondaires se sont toujours montrées consécutives au magma primitif, sauf pour un individu chez qui le magma était remplacé par des boudins primaires.

Les figures de chacun de ces modes de résolution nucléolaire se répètent vraisemblablement jusqu'à la seconde période.

Les figures qu'a données Born pour marquer cette première période ont trait seulement à la résolution irradiante du filament primitif.

Les autres modes de résolution primaire, ainsi que toutes les figures qui se succèdent jusqu'à la seconde période, semblent avoir échappé à tous les observateurs qui se sont occupés des tritons.

Aucun d'eux n'a non plus soupçonné l'existence des résolutions nucléolaires (1).

§ II. *Deuxième période*

(fig. **22** à **27**, Pl. VI; fig. **28**, **31** à **34**, Pl. VII).

1° *Caractères. — Plage de résolution.*

a) Nous avons dit plus haut, p. 127, que les ovocytes à la fin de la première année de leur développement étaient arrivés à la seconde période, caractérisée par la résolution hétérogène. On y trouve, en effet, diverses sortes de figures, dont les principales et les plus importantes sont les goupillons à barbes filamenteuses ou bouclées. Cependant, les initiales de cette période ne sont pas toujours faciles à saisir. Ainsi, les goupillons irradiants de la première période se transforment insensiblement en goupillons barbelés, comme ceux des fig. **25** et **27** par exemple. Aux étapes intermédiaires, on ne peut saisir de limite précise entre les deux sortes de goupillons, qui d'ailleurs ne sont pas toujours faciles à distinguer l'une de l'autre au sein du caryoplasme chargé de granules. Après la résolution serpentine, la plus commune du reste, la chose est plus aisée; on y saisit mieux l'apparition des cordons filamenteux ou bouclés, surtout par la forme qu'ils présentent lorsqu'ils sont vus en coupe transversale.

On peut utiliser aussi dans beaucoup de cas un autre caractère : la forme bosselée, très irrégulière et comme tourmentée que prennent les nucléoles, surtout au moment où ils entrent en activité; ce détail est indiqué sur la

(1) Voir au Chapitre suivant la critique des observations de nos prédécesseurs.

plupart de nos figures et nous l'avons déjà signalé en expliquant la FIG. **29.** Malheureusement, ce caractère n'est pas toujours saillant, surtout au début.

Il est un autre fait qui a aussi sa valeur. Généralement, les figures de résolution n'envahissent plus tout le caryoplasme, elles sont entourées d'une zone hyaline qui augmente insensiblement d'étendue. Mais cette particularité se présente aussi parfois sur les figures de la première période : nous avons insisté sur ce point à plusieurs reprises; en outre, elle ne se remarque guère dans les premiers moments de la deuxième période.

En même temps que se dessine le liseré hyalin, on voit apparaître sur les bords de la plage de résolution une zone de jeunes nucléoles qui émigrent vers la périphérie. C'est encore là un caractère assez distinctif, qui généralement fait défaut pendant la première période.

Quoi qu'il en soit de la valeur de ces caractères pris isolément, leur ensemble donne des indications suffisantes pour fixer le début de la résolution hétérogène. Mais c'est surtout le genre de figures qui est important et qui doit être pris en considération.

Or, on a constaté à l'aide de ces données que le début de la seconde période est très variable dans chacune des espèces que nous avons étudiées.

D'un côté, on trouve déjà, chez l'*alpestris* et le *taeniatus*, des figures qui lui sont propres dans des œufs de 350 μ, à noyau de 140 à 150 μ; et d'un autre côté, il n'est pas rare de rencontrer encore la résolution serpentine dans toute sa pureté sur des œufs de 450 à 500 μ. Chez le *cristatus*, dont les œufs sont plus volumineux, on commence à voir des goupillons barbelés, au milieu des serpenteaux, lorsque les ovocytes mesurent 500 à 550 μ et parfois 600 μ, et leur noyau 225 à 280 μ, en moyenne, en même temps que la zone hyaline et le cercle de jeunes nucléoles se marquent à la périphérie.

b) A partir de cette période, on peut parler d'une ***plage de résolution***, — le Centralkörper de Born. — En effet, ainsi que nous venons de le dire, la zone extérieure du caryoplasme reste vierge de toute figure; très étroite d'abord, elle s'élargit de plus en plus à mesure que le noyau grandit, jusqu'à la fin du développement de l'ovocyte. On peut appeler plage de résolution la *partie centrale du noyau occupée par les figures*; c'est là, en effet, que les nucléoles, après avoir franchi la zone hyaline, viennent se résoudre. Mais cette plage n'est pas un corps spécial, distinct de cette zone. Comme celle-ci et avec celle-ci, elle constitue le caryoplasme ordinaire; son aspect particulier est dû simplement aux produits de résolution : granules, sphérules, etc., qui s'y accumulent. Lorsque l'on rencontre un noyau d'où ces produits ont été éliminés, le caryoplasme est uniforme dans toute son étendue. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce sujet important.



Durant cette période, les nucléoles se résolvent encore isolément ou en petit nombre à la fois, et à un endroit quelconque du caryoplasme ou de la plage de résolution, FIG. **25**. C (1). Il n'en sera plus de même à la période suivante.

Ce court aperçu suffit pour nous faire comprendre les allures générales de cette période.

2° *Figures.*

Considérons d'abord la FIG. **22**. A, et la FIG. **31**. T, qui sont très intéressantes. Elles marquent le début de la seconde période chez l'*alpestris* et le *taeniatus* dans des œufs très jeunes : l'œuf de la FIG. **22** mesurait seulement 340 μ et son noyau 140 μ; celui de la FIG. **31**, 337 μ et son noyau 150 μ.

Ensuite, dans ces deux noyaux, le caryoplasme est totalement dégagé des produits de résolution des figures antérieures. De pareilles images sont rares à cette période; car, ainsi que nous l'avons insinué plus haut, le plus souvent les premiers goupillons barbelés sont plongés au milieu des serpenteaux qui remplissent encore tout le noyau. Mais leur importance est grande. Elles prouvent que les résolutions de la première période ne laissent après elles aucun élément nucléinien filamenteux que l'on puisse regarder comme la continuation du boyau primitif; elles n'ont plus pour représentants que des nucléoles.

L'explication de la FIG. **22** ne présente aucune difficulté. Les deux gros nucléoles, devenus très irréguliers, émettent de nombreux filaments épais qui se fragmentent aussitôt en petits articles superposés. A l'inspection de cette image, on ne pourrait dire si la figure définitive sera un goupillon irradiant ou un goupillon à barbes filamenteuses et bouclées; les deux sont possibles et se rencontrent durant la seconde période.

La FIG. **31** est plus difficile à interpréter. Les nucléoles qui émettent un filament épais et bosselé conservent leur forme sphérique originelle au moment du débourrement; en outre, il semble que les nucléoles périphériques se portent en masse au centre avant de se résoudre. Ces deux caractères donneraient à penser que l'on a devant soi une figure sporadique de la troisième période, telle que la FIG. **55**. T, PL. VIII. Il n'en est pas ainsi. Tous les petits nucléoles centraux sont de jeunes nucléoles issus d'une résolution antérieure et qui, au lieu d'être venus là pour se résoudre, émigrent vers la membrane, ainsi qu'on le voit à gauche de la figure. Les premiers nucléoles

(1) C'est par une erreur du graveur que cette figure est marquée **25**. A; elle appartient au *cristatus*.

mûrs de la périphérie sont arrivés au centre et ont émis leur figure avant que l'émigration ne soit achevée. Nous rencontrerons d'autres figures semblables.

Les filaments émis par les nucléoles se scinderont en articles et donneront naissance à des cordons filamenteux comme ceux de la FIG. **25** ou de la FIG. **27**; l'expérience nous permet de l'affirmer.

Les FIG. **23**. A, **25**. C, et **27**. T, sont destinées à donner une idée de l'aspect général des noyaux durant la deuxième période; les deux premières sont prises à un faible grossissement : D × 2; la troisième à un grossissement considérable : 1,30 × 6.

Pour comprendre ces figures, examinons d'abord les résolutions nucléolaires qui les accompagnent et celles des FIG. **24**, **26** et **28**, provenant des diverses espèces que nous étudions. Les nucléoles de ces trois dernières figures ont été dessinées avec toute l'exactitude possible sur des coupes minces, où la rareté des granules permettait de suivre leur débourrement. On voit qu'ils se débitent tous en filaments. Mais les allures de ces derniers sont des plus capricieuses; les uns sont simples, les autres ramifiés; d'autres, FIG. **24**, à droite, FIG. **28**, *b*, se déroulent en tire-bouchon ou en produisant des anses assez serrées qui vont et viennent de part et d'autre d'un axe idéal en donnant naissance à un goupillon bouclé. Ce goupillon est donc formé d'un filament unique, comme ceux que nous avons décrits à propos de la FIG. **40**, PL. V, du pleurodèle (1). Il en est aussi qui donnent de simples pelotons tortillés, FIG. **28**, *a*. Ce n'est pas tout. Ces premiers filaments émettent souvent de courts rameaux latéraux qui en font un goupillon barbelé : FIG. **26**, à gauche; FIG. **23**, vers le milieu à gauche; FIG. **25**, à gauche.

On voit à droite de cette dernière figure des filaments épais qui viennent de sortir d'un nucléole. Cela se rencontre fréquemment. Or, ces filaments s'allongent en se fractionnant en petites masses et chacune de celles-ci produit des barbillons ou des boucles latérales. On a dessiné, FIG. **25**, *b*, à un plus fort grossissement, 1,30 × 4, un de ces goupillons. A la base, on aperçoit encore un reste bilobé du nucléole portant une tige noueuse. Cette tige se continuait d'abord jusqu'au bout du plumeau, mais au-dessus de la partie basilaire, les articles se sont séparés et éloignés l'un de l'autre, en se dérangeant un peu de leur position première, et ont émis des rameaux latéraux, simples ou bouclés. Telle est l'origine de ces figures barbelées. Elles sont très communes.

---

(1) Mémoire précédent, p. 262.



C'est de cette manière aussi que se sont formés les larges cordons de la FIG. **27**. Ce sont également des goupillons filamenteux vus en long ou en section. Seulement, les barbes latérales et les boucles sont puissantes et très longues, tellement que les figures voisines s'enchevêtrent les unes dans les autres. Cela se voit surtout sur les étoiles des cordons coupés du centre de la figure. Plusieurs filaments s'échappent des masses axiales et s'étendent au loin. Le cordon vu à plat du bas de la figure montre les blocs centraux, d'où surgissent les productions latérales, et qui sont issus de la fragmentation d'un épais filament originel, tel que ceux de la FIG. **31** ou de la FIG. **25**, à droite. L'origine de ces divers goupillons ne peut être douteuse. Ces phénomènes ont déjà été décrits avec détail dans le mémoire précédent et plus haut, p. 118, à propos de la FIG. **9** de l'axolottl.

Le filament originel dont nous venons de parler peut donner d'autres figures encore. D'abord, les masses centrales ou articles, au lieu de produire des filaments latéraux, peuvent tomber en granules qui s'échappent le long des trabécules caryoplasmiques en produisant un goupillon irradiant, ou se transformer sur place en nucléoles nouveaux, ainsi qu'il a été dit précédemment (1).

Mentionnons une dernière sorte de figure, difficile à discerner et qui nous paraît assez rare : nous voulons parler de celle qui occupe le milieu de la FIG. **24**. Le filament issu du gros nucléole central marche en zigzag en produisant des ramifications latérales, irrégulières et souvent bifurquées.

Les figures de la seconde période sont donc très diverses et elles se rencontrent côte à côte et en nombre variable dans la plupart des noyaux. Les principales sont les goupillons. Ils sont de trois sortes : les goupillons bouclés à filament unique, les goupillons à filaments latéraux simples ou bouclés et les goupillons irradiants. Les premiers ne portent jamais de masses axiales; leur mode de formation prouve qu'il doit en être ainsi; les deux derniers, au contraire, en sont munis. Sur la FIG. **25**, on peut voir, surtout en s'aidant d'une loupe, deux sortes de goupillons : les goupillons à filament unique, ceux à filaments latéraux portant des disques centraux. Ce sont ces derniers goupillons qui sont les plus communs et les plus importants.

La qualification d'*hétérogène* que nous avons employée pour désigner les résolutions de cette période est donc pleinement justifiée.

BORN n'a remarqué et figuré que les goupillons à filament continu.

(1) Mémoire précédent, p. 238.

Jetons maintenant un coup d'œil sur les trois dernières figures que nous donnons de cette période. La première, FIG. **33**. A, marque le moment où les derniers nucléoles périphériques d'une génération sont en marche pour se résoudre; on n'en trouve plus contre la membrane. La zone hyaline est déjà très étendue, et la plage de résolution est bien marquée et nettement limitée. Les nucléoles volumineux, renfermant un élément filamenteux très évident, subissent le mode de résolution particulier que nous avons décrit à propos de la FIG. **29**. Les granules nucléiniens disparaissent des filaments, mais plusieurs se ramassent, le nucléole d'en bas, vers la droite, et se fusionnent pour former quelques petits corps groupés le plus souvent en parallélogramme; puis, le réseau plastinien et la membrane nucléolaire tombent en morceaux. Les groupes sont très nombreux; on n'en a pas reproduit la moitié. Les corpuscules sont des nucléoles, ils émigrent plus tard vers la périphérie de la plage tous ensemble, comme on le voit dans la FIG. **29**. Ce qui est remarquable, c'est que *tous* les noyaux appartenant à la seconde période présentaient les mêmes caractères chez cet individu.

Nous n'avons pas besoin d'appeler l'attention sur ce fait que les noyaux sont restés dépourvus de tout élément nucléinien filamenteux, durant un laps de temps si considérable.

L'aspect sombre et granuleux de la plage de résolution est dû à l'accumulation des débris de la fragmentation des nucléoles, qui suit la formation des corpuscules.

Dans la FIG. **34**. A, la résolution est totalement terminée; la plage est débarrassée de tous ses produits et les nucléoles de récente formation se sont ordonnés sur ses bords; il n'y en a pas encore à la périphérie du noyau. On voit sur cette figure que la plage est remplacée par le caryoplasme ordinaire. Il est assez rare de rencontrer des cas semblables, la résolution suivante débutant avant la fin de la précédente. Il est aisé de voir que les gros nucléoles périphériques de la FIG. **34** sont mûrs; en haut, il y en a déjà deux qui sont en mouvement vers la centre.

Dans les deux exemples que nous venons de citer, les nucléoles récents n'émigrent qu'à la fin de la résolution. Il n'en est pas toujours ainsi. Le plus souvent, ils se rendent à la périphérie, à mesure de leur formation. La FIG. **32**. A, reproduit à un faible grossissement : D × 2, une image qui est commune. Elle représente une coupe non équatoriale passant par l'extrémité d'une plage de résolution de forme ovalaire, comme celle des FIG. **33** et **34**. La résolution y est terminée. On trouve au centre de la plage quelques nucléoles formés en dernier lieu; à sa périphérie, une zone de



nucléoles; enfin, un grand nombre de ces corps traversant le caryoplasme et se dirigeant vers la membrane; les plus âgés, qui sont les plus gros, sont arrivés à destination et vont s'insinuer entre les anciens déjà mûrs.

Fréquemment aussi, les nouveaux venus sont déjà bien développés à côté des anciens, avant que ceux-ci n'arrivent à maturité.

Toutes ces particularités s'expliquent en admettant une différence dans la rapidité des résolutions. Lorsque tous les nucléoles d'une génération se débourrent rapidement, les nucléoles qui s'y forment restent massés près de la plage. Au contraire, si le débourrement est lent, les premiers formés ont le temps d'émigrer et de se placer à côté des anciens.

3° *Durée.*

La durée de la seconde période est assez longue. Ainsi, dans l'*alpestris*, sur des œufs de 800 μ dont le noyau mesurait 324 μ, on trouvait encore la résolution hétérogène; celle-ci existe aussi parfois sur des œufs de 850 μ et même de 900 μ. Il en est de même chez le *tœniatus;* ce mode est encore bien caractérisé sur des œufs de 800 μ et de 850 μ, dont le noyau a de 320 μ à 335 μ. Chez le *cristatus*, des œufs de 920 à 950 μ, à noyau de 280 à 300 μ, présentaient également des images semblables à celles de la FIG. **25**, à part l'étendue de la zone hyaline périphérique.

Mais, à cet âge, les nucléoles se portent déjà au centre simultanément et en grand nombre : on en compte jusqu'à deux et trois cents; seulement ils sont assez éparpillés et on trouve encore des figures répandues sur tout le massif entre les nucléoles. Ces images forment la transition à la période suivante.

§ 3. *Troisième période.*

Bientôt, en effet, la totalité ou la grande majorité des nucléoles de la même génération se portera au centre du noyau en une fois, pour y former un massif sphérique ou elliptique, compact et assez régulier de contour : FIG. **55**, *a* et **37**, *a*.

A ce premier caractère s'en ajoute un autre. La résolution des nucléoles ne se fait plus à un endroit quelconque de l'amas; elle commence toujours au centre, FIG. **39**. A, **40**, *a* et **55**, *a*, en gagnant peu à peu la périphérie, c'est-à-dire qu'elle est *centrifuge*. De telle sorte que la plage qui porte les figures, d'abord nulle, apparaît et s'étend insensiblement jusqu'au bord du massif pendant le cours de la résolution.

Enfin, les figures nucléolaires, du moins celles des amas, sont toutes identiques à chaque génération : telles les images des FIG. **47** à **49**; **51** et **56**, par exemple.

En parlant de l'axolottl, nous avons mentionné la rareté et la petitesse des figures en pattes d'oie. Il en est de même chez les tritons. On les y trouve cependant, FIG. **47**. T, et **49**. A, bien qu'elles soient difficiles à discerner au milieu des granules de la plage de résolution. Pratiquement, on ne pourrait utiliser ce caractère pour distinguer la troisième période de la seconde, comme nous avons pu le faire chez la salamandre et le pleurodèle.

La forme des nucléoles est généralement beaucoup plus régulière que pendant la période précédente; elle est sphérique, ovoïde ou elliptique, ainsi qu'on peut s'en convaincre sur notre PL. VIII. Cependant, au début de la troisième période, on trouve des amas centraux, dont tous les nucléoles sont encore d'une irrégularité remarquable : témoin notre FIG. **47**. T, dont tous les nucléoles, au nombre de plus de 600, avaient la forme indiquée et qui est celle de la période antérieure.

Tels sont les caractères généraux et distinctifs de la dernière période chez les tritons.

I. MARCHE DE LA RÉSOLUTION.

Avant de procéder à la description et à la sériation des figures, il importe de se faire une idée exacte de la marche et de l'allure générale des résolutions durant cette période.

1° Nous venons de dire qu'au *début* d'une résolution les nucléoles se portent au centre tous ensemble. Ils y forment un amas compact et plein, c'est-à-dire qu'on n'y voit pas d'espace libre au milieu. La FIG. **37**, *a*, montre bien cette disposition; la FIG. **38**. A également. Ce fait est important; nous devrons y revenir à propos des observations de BORN, etc. La FIG. **40**, *a*, **41**, **55**, *a*, **58** et **56** prouvent aussi notre assertion; seulement, il faut remarquer que quelques nucléoles centraux y sont déjà en résolution.

Au moment où la migration se fait, le caryoplasme et surtout la plage centrale peuvent se trouver dans deux états différents. Tantôt tous les débris de résolution en ont disparu et les nucléoles nouveaux ont émigré à la périphérie; le caryoplasme est donc redevenu typique. Tel était le cas pour les FIG. **37**, **38** et **40**. Dans cette dernière, on a représenté à dessein, en *a*, le caryoplasme de la plage tel qu'il se trouvait; son aspect est normal.

Mais d'autres fois les produits de désagrégation des figures antérieures n'ont pu s'éliminer à temps, et l'on trouve encore au centre de jeunes nucléoles et des granules nombreux. C'est ce que l'on peut voir sur la FIG. **56**, qui porte une zone de nucléoles nouveaux, intercalés aux nucléoles mûrs venus pour se résoudre et dont quelques-uns seulement ont été dessinés; on n'y a mis que la portion centrale de l'amas. Sur la FIG. **55**, *b*, il ne reste plus que quelques granules de minime dimension, qui sont peut-être de futurs nucléoles; tout le caryoplasme avait cet aspect jusque contre la membrane, près de laquelle les granules étaient déjà plus volumineux.

Lorsque les nucléoles se sont massés au centre du noyau, il arrive qu'on ne trouve plus aucun nucléole à la périphérie, ni mûr ni jeune. C'est là un cas assez rare; les FIG. **37**, *a*, et **38** en fournissent deux beaux exemples. Habituellement, il en reste à la périphérie, et souvent de plusieurs âges. Les uns sont volumineux et semblent appartenir à la génération qui vient d'émigrer, les autres sont plus jeunes.

Tout cela est variable et dépend de la diversité des caractères que peuvent présenter les résolutions nucléolaires. Si elles sont rapides, les nucléoles qui en résultent ont sensiblement le même âge; ils mûrissent en même temps et se mettent en mouvement tous ensemble. Lorsque, au contraire, les résolutions se font lentement, on peut trouver réunis à la périphérie des nucléoles de divers âges et de volume différent, dont les points de maturité sont très éloignés, FIG. **43**, *a*.

2° La *marche* de la résolution est toujours la même; elle est centrifuge. Ce fait est incontestable. Qu'on veuille bien d'abord jeter un coup d'œil sur nos FIG. **38** et **39**, **40** et **41**, **55** et **56**. Dans les deux premières, il n'y a que cinq nucléoles de résolus; ce sont les centraux. Il y en a une quinzaine dans les FIG. **40** et **41**; ils occupent la même position. Il en est ainsi également sur les FIG. **55** et **56**, dans lesquelles il y a respectivement 5 et 10 à 12 figures nucléolaires. A partir de ce moment, la plage s'étend de plus en plus par la résolution des nucléoles voisins des premiers, FIG. **45** et **50**; et ainsi de suite jusqu'à épuisement complet de l'amas, FIG. **51**.

Les dimensions finales de la plage dépendent avant tout de l'étendue de l'amas, et celle-ci est elle-même fonction du nombre de nucléoles qui interviennent dans la résolution.

3° Il arrive de temps en temps que nombre de nucléoles émigrants sont arrêtés dans leur marche avant d'arriver à destination. Ils donnent alors leur figure là où ils sont restés stationnaires. C'est ainsi que s'ex-



pliquent les FIG. **36**, **42** et **44**, dans lesquelles, outre la résolution centrale ordinaire, on constate une résolution diffuse dans tout le caryoplasme. Chose remarquable : dans presque tous les exemples que nous avons pu rencontrer, le genre de figures diffère totalement de l'une à l'autre, comme on le voit surtout avec évidence sur la FIG. **44**. A. Nous reparlerons de ce fait en expliquant les figures.

4° Les *modifications du caryoplasme* sont généralement peu apparentes pendant la traversée des nucléoles. Cependant nous avons remarqué à maintes reprises des indices d'une structure rayonnante qui, parfois, est très marquée et frappe par sa régularité. Nous avons tenu à en fournir un dessin, FIG. **36**. A, tiré de l'*alpestris*, au début de la troisième période : œuf, 960 μ; noyau, 300 μ environ. On voit sur cette figure que les trabécules se sont ordonnées en filaments rayonnants assez puissants qui aboutissent au massif central, comme les rayons d'un aster convergent vers le corpuscule. Il s'est donc fait un mouvement considérable dans le caryoplasme. Peut-être ce mouvement a-t-il pour but d'opérer ou de faciliter le transport des nucléoles : en marchant entre les rayons ou sur eux, ils parviennent au centre sans rencontrer de trabécules transversales qu'ils devraient briser et qui pourraient les arrêter ou les faire dévier dans leur marche. Mais, nous le répétons, cette striation est loin d'être visible partout.

5° Le *nombre* de nucléoles qui prennent part à une résolution est extrêmement variable. Notons que, pour supputer ce nombre, il faut avoir recours à des noyaux dont tous les nucléoles sont encore intacts ou à peu près, c'est-à-dire dont l'amas central est plein. Car, lorsque la résolution est en marche beaucoup déjà ont disparu. Il faut tenir compte également de ceux qui seraient encore à la périphérie, pourvu qu'ils appartiennent à la même génération : ce que l'on reconnaît assez facilement grâce au volume et aux indices de maturité qu'ils présentent au même degré que les centraux.

Ces mêmes caractères permettent également de compter les nucléoles d'une génération, lorsqu'ils sont en coretous à la périphérie; ce qui se voit assez souvent sur des noyaux où la résolution du massif central est terminée ou touche à sa fin. Car, à ce moment, les nucléoles qui doivent intervenir dans la résolution suivante sont mûrs et se distinguent assez aisément des plus jeunes qui leur seraient interposés.

Cette remarque faite, donnons quelques chiffres.



Le nombre des nucléoles du massif de la FIG. **37**, *a*, s'élevait au-delà de 1000. Le massif de la FIG. **38**. A n'en renfermait que 340; il n'y en avait cependant aucun à la périphérie et cinq seulement entraient en résolution. Dans le noyau de la FIG. **40**. A, où la résolution est à son premier début, on comptait 850 nucléoles, dont 650 à l'amas central et 200 bien mûrs à la périphérie. Dans celui de la FIG. **52**. A, où la résolution du massif était tout à fait terminée, il y avait 300 nucléoles périphériques en pleine maturité, dont plusieurs se mettaient en marche. Sur d'autres œufs, nous avons trouvé des chiffres analogues. A plusieurs reprises, cependant, nous en avons compté de 1100 à 1200, d'autres fois, 150 ou 200 seulement; mais ces chiffres sont assez rares.

II. Les figures nucléolaires.

1° *Formation et diversité des figures.*

La description des figures ne doit plus nous arrêter; nous ne pourrions que nous répéter pour la dixième fois.

Notons d'abord qu'elles se sont montrées plus variables chez les tritons que chez les autres urodèles. On peut les classer en trois catégories : les goupillons, les formes sphérulaires et les filaments uniformes de contour.

a) *Les goupillons.*

Ces figures sont généralement des goupillons filamenteux, c'est-à-dire dont les barbes sont formées de minces filaments nucléiniens. Ceux-ci sont simples, droits courbés ou tortueux; rarement ils sont bouclés : FIG. **47**, **48** et **49**. Ils sont granuleux sur leur parcours; parfois ils sont terminés par une petite sphérule. Les goupillons eux-mêmes sont peu étendus en longueur et en largeur; ils gagnent en délicatesse ce qu'ils perdent en ampleur. Les uns portent des pattes, les autres en paraissent dépourvus. Les pattes sont très bien développées sur les goupillons de la première figure. De pareilles images ne sont pas communes. Sur la FIG. **49**, les pattes sont encore renfermées dans les nucléoles qui ont produit le goupillon, ainsi d'ailleurs que dans le nucléole supérieur de la FIG. **47**. Ces dessins ne laissent aucun doute sur l'origine nucléolaire des figures.

Les goupillons se forment à la façon habituelle, c'est-à-dire par la naissance de courts barbillons latéraux sur les articles du filament noueux, qui est éjaculé par les nucléoles, FIG. **47**, en haut.



Les FIG. 36 et 42 ont des goupillons semblables au centre du massif; ils sont moins frappants, parce qu'ils ont été dessinés à un faible grossissement : D × 2.

La FIG. 51. A est à peu près semblable à celle que nous venons de décrire, seulement les figures y sont déjà plus rétrécies. On voit vers la gauche deux nucléoles qui sont en voie d'émettre leurs figures. Celles-ci ont donc aussi une origine nucléolaire. Notons que, parmi les goupillons, on trouve des figures ou des parties de figures formées de sphérules assez volumineuses, reliées entre elles par un fil mince.

Sur la FIG. 45, les barbillons sont plus rares et moins longs encore; parmi les articles du filament primitif, plusieurs prennent la forme de sphérules et ne donnent plus de barbes latérales. On voit aussi sur cette figure deux nucléoles qui émettent leur cordon.

Enfin, sur la FIG. 54, les barbes sont encore plus ténues et tellement réduites qu'on peut à peine constater leur existence.

La FIG. 44 montre un genre de résolution filamenteuse que nous n'avons rencontré que rarement. Les nucléoles centraux se débourrent en un tortillon de filaments d'une minceur extrême, formant un très grand nombre d'anses enchevêtrées de mille façons. Ces tortillons restent sur place sans s'étendre davantage et sans donner de cordons proprement dits. Ici encore, l'origine nucléolaire des figures est évidente.

b) Les figures sphérulaires.

La FIG. 46. T montre un bel exemple de résolution sphérulaire dans toute sa pureté. On n'y trouve de plumeaux ou goupillons d'aucune sorte. Le contenu du nucléole se déroule en un filament portant des articles sphériques, assez distants et de plus en plus volumineux à mesure qu'on se rapproche du corps nucléolaire; on voit en bas de la figure un nucléole vide portant le filament qui en est sorti. D'autres fois, c'est le nucléole lui-même qui semble s'étirer en filament noueux, sans émettre son contenu.

Les figures sphérulaires pures ne sont pas très communes. On les rencontre aux divers stades de la troisième période.

On peut rattacher à ce mode les figures extérieures de la FIG. 36, ainsi que celles du massif central de la FIG. 35. Dans la première, les nucléoles donnent naissance à une série de sphérules alignées et diminuant régulièrement de volume, comme dans les figures précédentes; seulement ces sphérules sont rarement rattachées par un filament axial. La FIG. 35 montre la formation de granules ou sphérules à l'intérieur des nucléoles, phénomène

que nous avons déjà rencontré à la première et à la seconde période. Cette figure reproduit la partie médiane de l'amas central. Elle provient de l'individu qui a fourni les FIG. **30**, **29** et **33**. Il est aisé de voir que la FIG. **35** est identique, quant à la résolution nucléolaire, à la FIG. **33**; inutile d'en répéter l'explication.

c) *Les formes filamenteuses.*

Les nucléoles se débourrent souvent aussi en filament continu et plus ou moins régulier de contour. Au début, il est vrai, on y voit souvent l'une ou l'autre sphérule, surtout aux extrémités, ou des portions plus épaisses et de forme irrégulière sur son trajet. Mais généralement, ces masses s'égalisent à mesure de l'allongement. Nous donnons quelques exemples variés de ces figures : FIG. **39**, **40**, **41**; FIG, **55** à **59**; FIG. **42** et **44**.

Examinons les trois premières figures. On y voit nettement que les filaments proviennent des nucléoles. Leur formation est intéressante. Les nucléoles mûrs renferment un appareil filamenteux bien marqué; il est particulièrement apparent sur la FIG. **39** et mieux encore sur la FIG. **40**, ***b***, dont les nucléoles sont plus grossis : apoc. 1,30 × 8. Au moment du débourrement, il s'y fait une vacuole qui grandit rapidement en repoussant tout l'élément nucléinien contre la membrane; là, ses anses se condensent sous la forme d'un anneau ou d'un croissant d'apparence homogène. Or, ce sont ces anneaux ou ces croissants qui en se déroulant produisent les figures filamenteuses du milieu de l'amas. Sur des œufs où la résolution est plus avancée, on constate que les filaments ainsi formés se détendent en se régularisant; néanmoins, ils conservent toujours un facies particulier, résultant de leur forme anguleuse et bosselée.

Les œufs, d'où les trois figures que nous analysons ont été prises, étaient encore assez jeunes; ils mesuraient de 970 μ à 1030 μ; ils appartenaient au *tœniatus* et à l'*alpestris*. Sans être communes, ces images se rencontrent assez souvent.

Dans les FIG. **55** à **59**, les filaments sont beaucoup plus réguliers de contour, et les nucléoles, avant de les former, ne présentent ni anneau, ni croissant; leur contenu filoïde s'échappe directement sous la forme d'un épais et court filament. On voit sur la FIG. **56**, en bas, un nucléole en voie de débourrement.

Nous avons placé l'une près de l'autre à la fin de la PL. VIII, pour qu'on puisse mieux les comparer, les images qui ont trait à ce mode particulier, bien qu'elles appartiennent à divers stades du développement. L'œuf de la

FIG. **55** mesurait 930 μ; celui de la FIG. **56** 1040 μ; tandis que celui de la FIG. **58** mesurait 1360 μ et allait être pondu (fin avril). On reviendra plus loin sur ces figures.

Il nous reste à dire un mot des FIG. **42** et **44**. Un certain nombre de nucléoles s'y résolvent pendant leur trajet vers le centre. Cette résolution est toute différente de la résolution correspondante de la FIG. **36**. Elle se fait absolument de la même manière que dans l'amas central des FIG. **39** à **41** : les nucléoles se vacuolisent et présentent un anneau ou un croissant, qui se déroule sans tarder en filament plus ou moins long.

Nous devons avant d'abandonner ce sujet appeler l'attention du lecteur sur quelques points qui ont leur importance.

a) Nous avons dit, en commençant cet article, que les figures de la troisième période étaient identiques entre elles à chaque résolution. Il en est toujours ainsi, en effet, dans le massif central; tous nos dessins en font foi. Mais il en est tout autrement dans les noyaux où la résolution a lieu à la fois au centre et en dehors de lui. Dans tous les cas semblables qui ont passé sous nos yeux, nous avons constaté une différence très marquée et très nette entre les deux sortes de figures. Le lecteur connaît nos FIG. **36**, **42** et **43**; elles n'ont plus besoin de commentaires.

b) Nous avons déjà appelé l'attention sur l'uniformité de la résolution chez l'individu qui a fourni les FIG. **28**, **29**, **33** et **35**. C'était un *alpestris*. La FIG. **28** est à la fin de la résolution serpentine. A partir de ce moment, tous les œufs, sans exception, jusqu'à la fin de la troisième période, présentaient la résolution sphérulaire intranucléolaire. On aura remarqué l'identité des trois dernières figures. Nous voici donc en présence de ce fait singulier que, pendant les deux dernières périodes, tous les œufs sont restés dépourvus d'un élément nucléinien filamenteux; on n'y trouve rien que des nucléoles. Où est le boyau primitif dans ces œufs?

c) Les formes filamenteuses : FIG. **40**, **41**, **55**, **56** et **58**, qui ont été dessinées avec tout le soin possible, présentent une apparence qui pourrait induire en erreur. Les filaments y sont assez souvent réunis par deux, ou par paire, soit parallèlement l'un à l'autre, soit croisés ou enroulés l'un dans l'autre. On pourrait songer à une division longitudinale. Mais il n'en est rien. Il est aisé de voir sur nos figures que ces paires sont formées tantôt par un filament nucléolaire qui revient sur lui-même en se pliant vers le milieu, tantôt par des tronçons séparés d'un filament semblable, FIG. **41**,

tantôt enfin par des filaments dérivant de deux nucléoles, FIG. **58**. Nous avons déjà signalé des faits analogues chez la salamandre et le pleurodèle. Les auteurs qui, comme BORN, RÜCKERT, FICK, etc., ont admis l'existence d'une division longitudinale ou transversale en se basant sur de telles apparences, ont méconnu la réalité; les *résolutions nucléolaires* et les phénomènes qu'elles présentent leur ont échappé.

2° *Désagrégation des figures.*

Les figures de la troisième période sont aussi éphémères que celles des deux autres; elles disparaissent aussitôt que nées. Ces phénomènes de désagrégation ont été suffisamment décrits dans le mémoire précédent (1); il nous suffira d'expliquer ici brièvement les FIG. **48**, **50**, **52**, **53**, **57** et **59**, *a* et *b*, PL. VIII, qui ont été prises à divers stades du développement.

Commençons par la FIG. **50**; elle représente une désagrégation particulièrement remarquable d'une plage à goupillons.

Les différents cordons sont encore discernables, mais ils sont remplacés par des traînées d'innombrables granules. Au bas du dessin, il y a encore un tronçon de goupillon qui s'est maintenu. Or, ces granules se répandent immédiatement dans le caryoplasme en passant entre les nucléoles restants, en deux points de la plage; on dirait qu'ils sont entraînés par deux courants polaires. Sur d'autres œufs, les granules s'échappaient à la file sur tout le pourtour de la plage, uniformément. Habituellement, tous les goupillons ne subissent pas la résolution granuleuse en même temps; on en trouve d'intacts entre ceux qui se désagrègent.

Il n'est pas étonnant que le caryoplasme tout entier soit farci de granules et de sphérules minuscules, lorsqu'une désagrégation bat son plein. Aussi, de semblables noyaux se rencontrent-ils fréquemment.

On voit au milieu de la plage de la FIG. **50** des granules plus volumineux; on en trouve de semblables en dehors de l'amas. Très souvent, ils sont beaucoup plus gros que ceux de la figure. Leur nombre varie beaucoup. Ce sont de futurs nucléoles, du moins beaucoup d'entre eux; nous verrons bientôt pourquoi cette restriction est nécessaire.

L'œuf de cette figure était presque mûr; il mesurait 1260 μ. Notons ce détail.

Quel que soit l'âge de l'œuf, les figures en goupillon présentent des phénomènes semblables à ceux que nous venons de décrire, avec des variantes cependant, dont la principale est marquée sur les FIG. **45**, **51** et **54**.

(1) Mémoire précédent, p. 240 et passim.

Elle consiste en ce que la partie axiale se recouvre de nucléoles assez volumineux. Ceux-ci se forment aux dépens des petits disques ou articles centraux des goupillons : au lieu de donner des barbes et de se résoudre ensuite en granules, ils se maintiennent et se développent sur place en sphérules qui peuvent grossir notablement avant de se détacher. Ces nucléoles sont plus ou moins nombreux et, une fois libérés, ils se rendent à la périphérie du noyau, FIG. **45** et **54**.

La FIG. **46** nous donne une bonne idée de la désagrégation des figures sphérulaires. Les sphérules se fragmentent en parties de plus en plus ténues, à mesure que le filament s'allonge; puis ces parties se détachent et tombent en granules. Ceux-ci se répandent de tous côtés et l'on voit sur la figure jusqu'à quel point le caryoplasme peut en être encombré. Généralement, un certain nombre de petites sphérules persistent et se transforment en nucléoles.

Quant aux figures filaires, elles subissent le même sort; témoins les FIG. **57** et **59**. On y voit que les filaments, d'abord assez uniformes, deviennent de plus en plus noueux. La plupart des sphérules tombent en granules, mais certaines d'entre elles, parfois nombreuses, se développent en jeunes nucléoles. Ici encore, les produits de désagrégation envahissent le caryoplasme dans toute son étendue, FIG. **59**, *a*.

Lorsque tous les nucléoles de l'amas central sont épuisés, la plage se dégarnit peu à peu des dernières figures et, à moins qu'une nouvelle résolution ne commence de suite, elle se transforme en caryoplasme ordinaire. Nous avons déjà insisté plusieurs fois sur ce point important.

Les FIG. **43**, **52** et **53** marquent la fin d'une résolution. On a dessiné sur ces figures tous les nucléoles qui restaient encore dans l'amas : 5 sur la FIG. **43**, 1 sur les FIG. **52**, et 2 sur la FIG. **53**. L'œuf de la première figure mesurait 910 μ. Le massif central a beaucoup diminué d'étendue; il tenait sur 4 coupes. On a rendu fidèlement l'aspect du caryoplasme; on n'y trouve plus que quelques granules de résolution; il est devenu hyalin. Les nouveaux nucléoles formés pendant la résolution sont déjà arrivés à la périphérie entre les anciens. Des cordons, il ne reste plus que des débris de la partie axiale, laquelle se maintient la dernière, et quelques granules qui en dérivent.

Une nouvelle résolution va commencer. Les nucléoles mûrs de la périphérie, au nombre de 450, commencent à émigrer. Chemin faisant, plusieurs se fusionnent et produisent des nucléoles géants, identiques à ceux de la FIG. **42**.



Il est plus que probable que la FIG. **43** marque la fin d'une résolution de goupillons, semblables à ceux des FIG. **47** à **49** qui ont été prises sur des œufs de même âge.

La FIG. **52** provient d'un œuf de 1100 μ. La résolution est aussi à sa fin. Bien que le massif fût moins réduit, — il prenait encore 10 coupes, — que dans la figure précédente, la désagrégation est plus avancée; c'est à peine si l'on aperçoit encore quelques traces de goupillons. On voit, au milieu des granules restants, des sphérules vides de diverses dimensions. Nous avons déjà dit que parmi les sphérules nombreuses qui, apparemment, sont destinées à donner une nouvelle génération nucléolaire, il y en a beaucoup qui se résolvent et disparaissent; les trois sphérules de droite ont persisté et sont en voie d'émigrer.

A la périphérie du noyau, on voyait également deux générations de nucléoles : des mûrs et des jeunes, ceux-ci provenant de la résolution qui s'achève.

La dernière figure, FIG. **53**, provient d'un œuf mûr (mi-avril), mesurant 1360 μ. Elle représente la fin d'une résolution filamenteuse, comme celle des FIG. **58** et **59**. Le massif prenait 3 coupes seulement. On voit que tous les éléments : granules, sphérules, cordons, sont dans le même état de désagrégation que dans la figure précédente.

Il y avait aussi deux générations nucléolaires à la périphérie du noyau, et le caryoplasme était déjà purgé des produits de résolution.

Dans le cas des FIG. **52** et **53**, pour peu que les nucléoles mûrs de la périphérie tardent à arriver au centre, celui-ci sera complètement dégagé, et le caryoplasme aura repris son aspect hyalin normal dans toute son étendue, lorsque débutera la nouvelle résolution. Nous avons vu qu'il en était ainsi dans les FIG. **37**, **38**, **39** et **40**. Théoriquement, il devrait en être de même toujours, étant donnée l'indépendance des diverses résolutions nucléolaires; en réalité, elles empiètent assez souvent l'une sur l'autre; la seconde commence avant que la première ne soit totalement achevée.

III. Sériation des figures.

Chez les batraciens que nous avons étudiés jusqu'à présent, la sériation des figures, d'après leur ordre de succession, était des plus faciles. Les figures diminuent d'ampleur à mesure que l'œuf avance en âge; mais elles restent fondamentalement les mêmes : ce sont toujours des goupillons.



A la fin seulement, avant la formation des globules, ils sont remplacés par de simples filaments réguliers. Durant toute la troisième période, on n'y rencontre guère de figures exceptionnelles.

Il n'en est pas de même chez les tritons. Nous avons vu qu'à côté des plumeaux on trouve à tous les âges, et même au début, d'autres figures : des formes sphérulaires et des formes filamenteuses, celles-ci étant identiques à celles qui préludent à la formation des globules polaires. Qu'on veuille bien comparer nos FIG. **55** et **56** avec la FIG. **58**.

D'un autre côté, nous avons de temps en temps rencontré des goupillons aussi développés que ceux des FIG. **47** à **49** dans des œufs mûrs, en avril, et qui allaient être pondus sans trop tarder. Témoins les FIG. **50** et **51** qui proviennent de deux œufs de 1280 μ.

Mais il est permis de ne pas attacher trop d'importance à ce double fait. Car, après avoir fouillé un très grand nombre d'individus, on acquiert la conviction que ces figures sont plus ou moins exceptionnelles, plus ou moins sporadiques. Ainsi, dans les œufs de 900 à 1200 μ, les figures sphérulaires ou filamenteuses se rencontrent çà et là à côté des goupillons chez le même individu; ou bien, si elles constituent la règle, on les trouve sur certains individus seulement. Il en est de même des goupillons qui se montrent encore bien développés à la dernière étape.

Si l'on fait abstraction de ces cas plus ou moins rares, pour ne considérer que les figures qui se rencontrent le plus fréquemment dans la majorité des individus, on doit admettre que les choses se passent chez les tritons comme chez les autres urodèles. On peut sérier leurs figures comme il suit :

Au début de la troisième période, on rencontre généralement les FIG. **47** à **49**, c'est-à-dire les goupillons les plus amples.

Les figures passent insensiblement à l'image de la FIG. **51** : les goupillons y sont moins réguliers et plus étroits.

Viennent ensuite les FIG. **45** et **54**, dans lesquelles les barbillons sont de moins en moins développés et finissent par disparaître.

Enfin se montrent, à une époque plus rapprochée des cinèses polaires, les filaments à contour uniforme de la FIG. **58**.

CHAPITRE II.

Critique des auteurs.

Quelques savants ont abordé l'étude du développement de l'œuf des tritons; citons spécialement IWAKAWA, O. SCHULTZE, BORN et JORDAN. Après avoir passé en revue leurs observations en les comparant avec les nôtres, nous ajouterons quelques mots au sujet du travail de U. ROSSI sur deux autres urodèles et de celui de RÜCKERT sur les poissons sélaciens.

IWAKAWA.

Une partie, très restreinte d'ailleurs, du mémoire d'IWAKAWA a trait au développement de l'œuf des tritons; l'auteur se borne à y décrire quelques figures : fig. 19, 22, 25, 27, 28 et 29.

Dans la fig. 19, prise d'un œuf de 250 μ, le nucléoplasme, — il appelle ainsi tout le contenu du noyau, sans distinction d'élément nucléinien, — forme, dit-il, une masse réticulée qui s'est rétractée au centre du noyau.

Cette figure représente un magma analogue à celui de nos FIG. **27** et **28**, PL. V, ou de notre FIG. **14**, PL. VI, seulement les vacuoles y sont plus régulières. On trouve souvent de pareilles figures chez les individus à magmas.

Il n'y a pas eu nécessairement de rétraction. La zone hyaline périphérique, nous l'avons répété, existe à l'état naturel dans bien des cas sur ces sortes de figures.

Cette fig. 19 ne peut être rapprochée, comme le fait l'auteur, de sa fig. 27, dont l'œuf avait 570 μ. Celle-ci, mal dessinée du reste, appartient à la seconde période et représente un amas de cordons comme ceux de notre FIG. **25**, PL. VI, mais à un stade plus jeune, alors que les cordons remplissent encore tout le noyau.

La fig. 25 de IWAKAWA, quoique prise dans un œuf de même volume, 570 μ, est plus avancée en âge, car la zone hyaline périphérique y est nettement marquée. Elle correspond exactement à notre FIG. **23**, PL. VI, seulement l'auteur a omis d'y dessiner les cordons à côté des granules. Le noyau de cette figure est fort rétracté; la grande cavité où il est plongé n'est pas naturelle, comme l'admet l'auteur (1).

La fig. 28 appartient aussi à la seconde période; elle est à un stade un peu moins avancé que notre FIG. **33**, PL. VII. Les nucléoles de cette figure

(1) Voir mémoire précédent, p 215.

ne sont pas en voie de segmentation, ainsi que l'admet Iwakawa(1); ce sont de ces nucléoles irréguliers et bosselés, comme on en trouve toujours à cette période; témoins nos FIG. **24**, **28** et **29**.

Enfin, sa fig. 29 représente un des stades de la troisième période, au moment où tous les nucléoles sont accumulés au centre. Cette figure est très remarquable : il n'y a plus de nucléoles périphériques; l'amas central est plein; les filaments nucléiniens font défaut; rien que des nucléoles.

Cette figure correspond exactement à notre FIG. **37**, *a*.

Les recherches de l'auteur, insuffisantes et pleines de lacunes, n'auraient pu lui faire entrevoir la signification précise des figures qu'il a décrites.

O. Schultze.

Le même reproche peut être adressé aux recherches de Schultze. Il n'a pas étudié les deux premières périodes du développement de l'œuf chez le triton; du moins, il n'en dit rien. Ses fig. 18 à 22, Pl. XII, les seules de son travail qui aient rapport aux tritons, appartiennent toutes à la dernière période.

Jetons d'abord un coup d'œil sur ces figures.

La fig. 18, d'après l'auteur, ne renfermerait pas d'élément filamenteux. Celui-ci y est cependant bien marqué au centre du massif, bien qu'il soit en voie de résolution granuleuse. Cette figure fait le pendant de notre FIG. **57**, dans laquelle les filaments nucléolaires ont disparu en grande partie.

Ses fig. 19, 20 et 22 sont essentiellement les mêmes et n'offrent aucun intérêt. Au milieu des nucléoles, on y aperçoit un certain nombre de filaments, comme il en existe durant toute résolution nucléolaire : nos FIG. **41**, **56**, **58**, etc. Mais Schultze se trompe sur l'origine de ces filaments, ainsi que nous le verrons au chapitre suivant.

Quant à sa fig. 21, elle est à rapprocher de sa fig. 5, Pl. XI, tirée de la grenouille. Ces deux dessins reproduisent simplement des noyaux rétractés par les réactifs, capricieusement, et présentant un grand nombre de lobes ou protubérances plus ou moins effilées, que l'auteur considère bien à tort comme des pseudopodes!

Voici maintenant comment Schultze se représente les phénomènes qui se passent dans l'œuf.

A la p. 195 et 196, il donne une description générale de la vésicule germinative. Celle ci ne renferme que la sève nucléaire et les nucléoles; elle est donc dépourvue, d'après lui, de tout réticulum caryoplasmique,

(1) Voir mémoire précédent, p. 281.



de tout élément nucléinien filamenteux. Cet état persiste jusqu'au stade de sa fig. 18; il affirme même que dans cette dernière les filaments n'existent pas encore. D'autre part, sur des œufs jeunes de grenouille, fig. 4, *a*, *b*, *c*, *d*, 6, *a*, 7, SCHULTZE ne marque aucune trace d'élément filamenteux; il en est de même sur sa fig. 5, qui est de la seconde période. Il faut conclure de là que le réticulum nucléinien originel, — qu'il insinue en passant s'être évanoui, sans dire quand ni comment, — a disparu tôt et que les œufs sont restés sans élément nucléinien figuré depuis le milieu de la première période jusque vers le milieu de la troisième!

Et cependant que de générations nucléolaires ont rempli le noyau de leurs grandes et belles figures pendant ce long laps de temps! Si SCHULTZE n'en a rien vu, cela ne peut provenir que de l'imperfection de ses méthodes de fixation et de coloration.

Lorsque nous parlerons de la résolution des nucléoles, nous examinerons la manière de voir de l'auteur sur la reconstitution du filament définitif, au stade de sa fig. 18.

BORN.

Les recherches de cet auteur sont beaucoup plus étendues et plus complètes que celles de ses devanciers.

Il divise le développement de l'œuf en six stades que nous allons parcourir brièvement.

a) Stade I à III, œufs de 25 μ à 350 μ.

Le premier changement qui survient dans l'ovocyte d'après BORN, pp. 12 et 13, c'est la transformation de la charpente chromatique (*Kerngerüst*) de l'œuf primordial en peloton (*Knäuel*). Les fines ramifications latérales et secondaires de la charpente sont incorporées dans les branches principales; celles-ci augmentent ainsi de volume, puis se régularisent pour former le peloton. Cette transformation est identique à celle qui se fait au début de toute division.

En outre, la membrane nucléaire devient achromatique, de chromatique qu'elle était dans l'œuf primitif. Ces deux changements constituent les deux caractères distinctifs de l'ovocyte. Celui-ci mesure alors, en moyenne, 30 μ et son noyau 20 μ. L'auteur renvoie à sa fig. 1.

Ces caractères sont-ils bien réels?

D'après nos observations, l'élément nucléinien est le même dans les deux sortes d'œufs; il y existe sous la forme de peloton, ou plutôt de boyau continu. Les prétendues ramifications latérales des cordons principaux de



l'œuf primordial ne sont autres que les trabécules du caryoplasme réticulé, au milieu duquel le boyau est plongé.

Comme bien d'autres, Born fait confusion entre les deux éléments du noyau, et cela toujours pour la même raison, parce qu'il méconnaît l'existence du réticulum caryoplasmique.

Quant à la membrane nucléaire, elle ne renferme jamais de nucléine. Si ce que Born et d'autres auteurs désignent sous le nom de membrane chromatique correspond à quelque chose de réel, ce ne peut être qu'aux anses nucléiniennes, blotties et serrées contre la membrane véritable, laquelle reste toujours incolore sur les préparations bien faites. Quand cessera-t-on de propager une erreur si facile à constater à l'aide des colorants électifs ou des dissolvants de la nucléine?

Ce qui est vrai, c'est que, dès le début du développement de l'ovocyte, le boyau nucléinien grossit et s'élargit. Mais ce n'est pas en absorbant les ramifications latérales du prétendu réseau chromatique. C'est en se gonflant pour entrer en résolution. Les granules se dissocient en s'écartant et se détachent peu à peu les uns des autres. Il n'y a donc aucune analogie entre ce phénomène, qui est un phénomène de *désagrégation*, et la formation du peloton de divison; ce sont là plutôt des phénomènes tout à fait opposés.

Dans la fig. 1 de Born, il y a bien longtemps déjà que la résolution granuleuse est en voie de se produire; en effet, sa figure est plus avancée encore que notre fig. **2**, dans laquelle on aperçoit déjà de nombreux nucléoles nouveaux, qui se sont formés à la périphérie à l'aide des granules de dissociation. Sa figure correspond exactement à notre fig. **13**, Pl. I, de la salamandre.

En même temps, ajoute Born un peu plus loin, p. 14, la substance fondamentale du noyau, c'est-à-dire le caryoplasme, subit des modifications importantes. On y voit apparaître autour des filaments chromatiques une zone sombre et granuleuse, tandis que, au milieu de l'espace compris entre deux filaments, il s'éclaircit de plus en plus : » Das Karyoplasma, dit-il à la p. 17, umhüllt die Chromatinfäden des Knäuels mit dunklen körnigen Zügen — Wolkenbildung. «

Or, ces bandes obscures et déchiquetées n'appartiennent pas au caryoplasme. Elles sont occasionnées par les granules nucléiniens qui se détachent en grand nombre des filaments, pour se répandre dans le noyau en suivant les trabécules plus ou moins irradiées du réticulum caryoplasmique.

Born continue.

Les filaments chromatiques diminuent d'épaisseur. Sur les œufs âgés de 90 μ, dit-il, p. 17, ils deviennent de plus en plus déliés; sur ceux de 150 μ, ils sont plus fins encore, ils perdent leur continuité et finalement disparaissent quand les œufs atteignent 200 μ.

A partir de ce moment, p. 18, on ne peut plus distinguer ni charpente chromatique, ni peloton, jusqu'à ce que les œufs mesurent 350 μ et leur noyau 150 μ. Les plages granuleuses s'élargissent et s'éclaircissent de plus en plus. C'est la période critique pour le peloton.

Alors surviennent des changements qui font soupçonner dans l'élément chromatique une structure filamenteuse, mais c'est seulement sur les œufs de 450 à 500 μ, dont le noyau possède 200 μ, que cette nouvelle structure se dessine nettement.

Pendant cette période d'effacement, l'élément chromatique n'a vraisemblablement pas disparu entièrement. On doit plutôt admettre, p. 19, que cet élément s'est gonflé en absorbant un liquide incolore qui écarte ses granules et le transforme en un réseau d'une extrême finesse, très pâle, indistinct, qui se répand dans la zone granuleuse d'abord, dans tout le caryoplasme ensuite.

Voyons ce qu'il faut penser de ces diverses assertions

Les filaments nucléiniens deviennent de plus en plus déliés, pourquoi? parce qu'ils perdent graduellement leurs granules; à la fin, ils sont épuisés et il ne reste plus rien de l'élément originel; celui-ci a disparu comme tel pour toujours. Cette période n'est pas seulement *critique*, elle est *mortelle* pour lui. Les granules dissociés se portent en masse vers la périphérie, et là se dissolvent ou s'organisent en nucléoles, les seuls corps qui désormais représenteront l'élément nucléinien. Ceux qui restent dans le corps du noyau se dissolvent également et intégralement. Après la résolution du boyau primitif, il ne peut donc pas être question d'un fin réseau chromatique répandu partout. Le réseau dont parle Born ne peut être, *à ce moment*, s'il est réel, que le réticulum plastinien du noyau, maintenant dégagé de granules, et qui restera tel aussi longtemps que les premiers nucléoles n'entreront pas en activité.

La dissolution des produits de désagrégation a complétement échappé à Born.

Cet auteur n'a pas vu davantage, chose plus étonnante, la résolution en serpenteaux, goupillons, magmas, boudins, des nucléoles primaires et secondaires, qui succède immédiatement à la disparition du boyau. Car il



n'a pu, dit-il, découvrir d'élément nucléinien dans les œufs de 200 à 350 ou 400 μ. Cependant cet élément y existe sous la forme filamenteuse, représentée le plus communément par d'innombrables serpenteaux bien accentués et nettement distincts sur toutes les préparations soigneusement traitées. L'insuccès de BORN ne peut provenir que de l'imperfection de ses méthodes de fixation et d'enrobage, ou de ses procédés de coloration. La période critique de BORN est donc loin d'avoir l'étendue qu'il lui assigne; elle ne dure qu'un moment. Il arrive même fréquemment que les nucléoles primaires émettent leurs figures avant que les granules du boyau primitif n'aient disparu; dans ce cas, l'œuf n'est jamais dépourvu d'élément nucléinien filamenteux ou magmatique, à cette période.

L'auteur arrive à son stade IV (œufs de 350 à 800 μ).

Pendant ce stade, dit-il, le noyau se remplit de cordons filamenteux, larges de 10 à 15 μ, très rapprochés les uns des autres et se croisant en divers sens. D'abord indistincts et formés de filaments très fins, pâles, à contours indécis et intimement enchevêtrés, ils s'ordonnent peu à peu en cordons (*Stränge*) séparés et autonomes. Ils sont formés d'un filament continu qui va et vient à l'entour d'un axe idéal en formant des boucles nombreuses.

En suivant cette formation pas à pas, on acquiert la *conviction*, ajoute-t-il, que ces cordons ne sont que les bandes obscures (*Wolke*) qui entouraient le filament primitif dans les jeunes œufs : « weiter nichts sind, als die dunkleren wolkenartige Züge der jungeren Eier ». En effet, sur des œufs où les bandes sont particulièrement marquées et formées de granules serrés et volumineux, on peut constater *avec certitude* que les filaments des cordons s'organisent à l'aide de ces granules se disposant en série continue : « die Körner allmählich zu Fäden aneinander reihen, die um eine centrale Axe hin und her gewunden sind, p. 27 ».

Malgré la *conviction* et la *certitude* acquises par l'auteur, cette description ne correspond nullement à la réalité.

Nous venons de dire que les bandes granuleuses dérivant de la résolution du boyau primitif ont disparu depuis longtemps, et que le stade actuel de BORN en est séparé par de très nombreuses résolutions serpentines ou autres. C'est donc bien à tort que ce savant veut rattacher directement les figures qu'il décrit ici sous le nom de « *Stränge* » aux granules de ses « *Wolke* ». Nous avons dit et répété, d'ailleurs, que les produits de résolution disparaissent totalement du noyau, à part ceux qui sont destinés à l'élaboration de nucléoles nouveaux; ils ne peuvent donc concourir à la

formation d'un filament nucléinien quelconque. Ainsi s'écroule par la base tout l'échaffaudage, assurément fantaisiste, de BORN.

En réalité, *les cordons, ou Stränge, proviennent de la résolution des nucléoles secondaires*, qui se trouvent être mûrs à ce moment, c'est-à-dire au commencement de notre seconde période, — nos FIG. **22** à **28**.

Notons que BORN n'admet qu'une seule figure pendant son stade IV, celle où un filament continu forme un très grand nombre de boucles à l'entour d'un axe supposé, en d'autres termes, notre goupillon à filament unique. Mais il en existe bien d'autres : des goupillons irradiants et barbelés, qui sont les principales, des tortillons, des filaments simples, droits ou courbés, uniformes ou munis de boules latérales, des amas de granules ou sphérules, etc., en un mot toutes celles qui caractérisent la résolution *hétérogène*. Et elles se répètent un grand nombre de fois avec de nombreuses variantes, durant toute la seconde période ! Ces figures si diverses, BORN ne les a point remarquées; il reconnaît seulement, p. 26, que la structure qu'il décrit est loin d'être aussi évidente dans tous les cas.

c) Nous ne dirons qu'un mot du stade V de BORN.

Les cordons, dont il vient de décrire la formation, doivent persister, d'après lui, p. 30 et suiv., jusque dans les figures polaires, en subissant, il est vrai, certaines modifications de forme. A mesure que l'œuf approche de sa maturité, les cordons se rétrécissent, les boucles perdent de leur ampleur en se contractant graduellement vers l'axe, si bien qu'à la fin de la troisième période toute la chromatine est revenue au centre pour y former des filaments épais et réguliers — ses fig. 34 et suivantes.

Cette description est aussi fantaisiste que celle de tout à l'heure.

Les innombrables figures de la troisième période, pas plus que celles des deux premières, n'ont de connexion ou de continuité avec celles qui les ont précédées ni avec celles qui les suivront. Elles sont toutes autonomes et indépendantes. Car, elles sont dues à autant de générations nucléolaires différentes, qui viennent successivement émettre leurs figures éphémères au centre du noyau. Nous disons éphémères, car elles subissent aussitôt la destruction granuleuse, laquelle est toujours définitive.

Tous les degrés de rétraction de la chromatine vers l'axe, signalée par BORN, p. 33 à 36, dans sa figure *unique*, s'appliquent donc à *autant de figures nucléolaires d'origine différente* et indépendantes les unes des autres.

d) Stade VI de BORN.

Les filaments épais et réguliers, dont nous venons de parler, représentent, d'après BORN, le peloton primitif des jeunes œufs, qui, après avoir



évolué dans toutes les figures intermédiaires, réapparaît ici en nature. Il résume en lui toute la chromatine des figures antérieures, qui s'est simplement condensée en quelques filaments pour faciliter les divisions polaires.

Ces filaments, ajoute-t-il, sont très distinctement réunis par paire. Il y a probablement 24 paires, p. 55. Cette disposition était déjà indiquée auparavant. Elle n'est pas due à une division longitudinale, comme l'admet Rückert pour les sélaciens, mais à une divisoin transversale qui s'est faite soit pendant la période critique, soit plus tard et dont les filaments se réunissent ensuite deux par deux.

Le lecteur sait ce qu'il doit penser de ces assertions. Engagé dans une mauvaise voie dès le début, Born se perd de plus en plus dans les broussailles qu'il rencontre.

Les filaments épais et réguliers sont formés directement sur place par les nucléoles en résolution à ce stade. Ce sont donc des formations nouvelles, qui ne peuvent représenter en nature, nous allions dire en chair et en os, le peloton primitif. Celui-ci a disparu depuis deux ans, ainsi qu'ont disparu toutes les figures indépendantes, innombrables, qui se sont succédé depuis lors jusqu'à présent.

Pendant toutes ces résolutions, la majeure partie de la nucléine a été dissoute et a passé par osmose dans le cytoplasme, qui l'a utilisée. Comment pourrait-elle se retrouver tout entière dans les filaments de cette période?

Quant à la disposition par paires, elle est purement fortuite et ne provient pas d'une division transversale, que Born n'a pas vue, du reste, mais qu'il *suppose* avoir existé. Elle est due soit à ce qu'un filament nucléolaire se recourbe et revient sur lui-même, soit, le plus souvent, à ce que les filaments émis par des nucléoles voisins suivent une marche parallèle, ou s'enchevêtrent l'un dans l'autre. D'ailleurs, quelle pourrait être la raison d'une division, dont les produits sont fatalement voués à une destruction immédiate?

Les filaments représentés dans les fig. 34 et suivantes de Born, — et dans notre fig. **58** qui appartient à la même période, -- sont nécessairement en nombre indéterminé, aussi bien que dans toutes les étapes antérieures. Ce nombre dépend uniquement du degré d'avancement de la résolution nucléolaire dans l'œuf que l'on considère. Au début, il n'y a pas de filaments; rien que des nucléoles mûrs. Les filaments naissent et augmentent en nombre à mesure que les nucléoles se débourrent; il y en a autant qui apparaîtront qu'il y a de nucléoles. Mais bientôt s'établit la résolution granuleuse; les plus anciens se désagrègent et disparaissent de la scène. Dans ces condi-

tions, le nombre des filaments doit varier sans cesse et ne peut être fixe. Et alors, comment parler de 24 paires ou de 48 filaments, p. 55 ?

E. O. JORDAN (1).

JORDAN partage les idées de BORN concernant la permanence de l'élément nucléinien primitif à travers tous les âges de l'œuf. Il combat, en effet, l'opinion de SCHULTZE (2) : les filaments ou chromosomes préformés ne manquent à aucun stade de l'œuf et sont absolument indépendants des nucléoles en tout temps.

L'étude que l'auteur a faite du développement de la vésicule présente de grandes lacunes, surtout à la seconde partie de la première période et à la fin de la maturation, et rien ne l'autorisait, semble-t-il, à tirer cette double conclusion.

Il donne seulement quatre figures. Les deux premières, fig. 4 et 14, se rapportent vraisemblablement à la dislocation du boyau primitif. Les deux autres figures appartiennent à la fin de la période secondaire; mais les cordons y sont à peine indiqués par des lignes de granules. Les préparations de l'auteur laissaient sans doute à désirer. Cela est d'autant plus vraisemblable qu'il affirme n'avoir jamais vu les figures en goupillon. Les cordons seraient d'ailleurs formés seulement de granules agglomérés de diverse grosseur.

L'auteur ne donne pas de figure de la troisième période et n'en parle guère. Il se contente de dire, p. 303, que dans l'œuf ovarien qui lui a paru le plus âgé, la vésicule présentait la même apparence que celle de sa fig. 15, excepté que les chromosomes étaient plus gros, plus distincts et massés davantage au centre. JORDAN a vu sans doute une image analogue à celle de nos FIG. **56** ou **58**. Elle ne peut être comparée, comme il le fait, à sa fig. 15, qui est tout autre et appartient à la seconde période.

Entre ce stade et celui où la première figure polaire est déjà formée, l'auteur, malgré ses recherches, n'a pu saisir d'intermédiaire. Il y a encore là une lacune considérable.

U. ROSSI (3).

Ce savant a constaté dans la vésicule germinative de la *Salamandrina perspicillata* et du *Geotriton fuscus* les mêmes phénomènes essentiels durant

---

(1) EWIN O. JORDAN : *The habits and developement of the newt;* Journal of morphology, vol. VIII, mai 1893.

(2) Voir plus loin : *Résolution des nucléoles.*

(3) UMBERTO ROSSI : *Contributo allo studio della struttura, etc. delle uova degli anfibi (Salamandrina perspicillata e Geotriton fuscus);* Publ. d. r. Instituto di Stud. sup. etc. in Firenze; Firenze, 1895.

le développement *normal* de l'œuf. Le réticulum chromatique se scinde, dans les jeunes œufs (169 μ) du *Geotriton*, en un certain nombre de tronçons irréguliers et allongés. Ceux-ci persistent au centre de l'amas nucléolaire jusqu'à la fin du développement. Alors ils se réduisent en nombre et en volume et forment à la fin un peloton véritable — chez la *Salamandrina* du moins, — qui fournira les bâtonnets à la couronne des globules polaires.

C'est la reproduction fidèle des idées de Born et surtout de Rückert. Nous ne pouvons que renvoyer le lecteur à la critique qui concerne ces deux auteurs.

Plus haut, nous avons souligné le mot *normal*. Voici pourquoi. Dans ce même travail, Rossi signale, p. 23, chez le *Geotriton*, dans des œufs de 169 μ, de grands amas chromatiques irréguliers et grossièrement vacuoleux; il représente ces amas dans ses photographies 1 et 2, Tav. 1. D'après lui, ces figures seraient *anormales* ou dues à une altération.

Le lecteur aura compris qu'il s'agit de nos figures en magma ou en boudins. Il en est ainsi, en effet. Malheureusement, les figures de l'auteur sont trop brouillées, indistinctes, comme toutes les microphotographies, pour pouvoir décider à laquelle de ces deux formes elles appartiennent. Sa fig. 1 correspond à notre fig. **8** ou **9**, Pl. I, de la salamandre; fig. **28**, Pl. V, du pleurodèle; fig. **18** et **19** ou **14**, Pl. VI, des tritons.

La fig. 2 représente, d'après Rossi, la résolution de sa fig. 1; nous allons en parler.

L'auteur allègue contre la normalité de ces sortes de figures les raisons suivantes : a) ces amas se teignent fortement comme les noyaux dégénérés; b) ils ne se présentent qu'en hiver où l'activité vitale est ralentie; c) ils se résolvent en corps sphériques et réguliers, très colorables, comme dans la chromatolyse décrite par Flemming et autres.

Ces raisons sont loin d'être convaincantes.

D'abord ces amas ne se colorent pas plus intensément que les filaments et les nucléoles normaux; bien au contraire.

Ces amas se rencontrent chez les urodèles en toute saison : en janvier, mars, juin, septembre, novembre, etc; ils existent donc également aux époques ou l'activité vitale est la plus grande. Chez la salamandre et l'axolottl, les magmas sont la *forme typique* de la résolution du boyau primitif (1). Mais, lorsque ce mode de résolution n'est pas le principal, on n'a chance de

(1) Mémoire précédent, p. 223. — Voir plus haut, p. 114.



le rencontrer qu'en sacrifiant beaucoup d'individus aux diverses saisons. Les magmas existent non seulement sur des sujets tenus en captivité, mais également sur un très grand nombre de sujets sacrifiés et fixés au moment de leur capture dans leur station naturelle (1). Le moindre doute ne peut exister sur la normalité de ces figures.

Dans sa troisième raison, Rossi fait allusion à sa fig. 2; on verrait sur cette figure des corps sphériques rappelant les nucléoles, se colorant très fortement et provenant de la chromatolyse de sa fig. 1. L'auteur fait erreur. Les corps de sa fig. 2 sont bien certainement des nucléoles assez volumineux et mûrs, qui sont venus de la périphérie contre le magma pour s'y résoudre, comme dans nos FIG. **8**, PL. I, FIG. **18**, **19** et **15**, PL. VI. Les magmas ni les boudins ne se résolvent jamais en corps semblables, mais en granules ou en sphérules de petite dimension.

RÜCKERT.

Pour pouvoir parler du travail de RÜCKERT en connaissance de cause, nous avons étudié les œufs de plusieurs poissons : la roussette (*Scyllium*), la raie, la carpe, l'épinoche, les cyprins, l'anguille, etc. Chez tous ces animaux, la vésicule germinative se comporte essentiellement, pendant son développement, comme chez les batraciens. Le boyau primitif disparaît, souvent très tôt. Les nucléoles primaires et secondaires déroulent ensuite leurs figures et, à chaque résolution, il se forme de nouvelles générations nucléolaires. Et ainsi, indéfiniment. En outre, nous avons constaté, principalement sur l'anguille et l'épinoche, des étapes ou tout élément filamenteux faisait défaut dans le noyau; celui-ci ne contenait que du caryoplasme et des nucléoles. Cette particularité se présente, lorsqu'il y a un temps de repos entre deux résolutions qui se succèdent. Il va sans dire que nous avons apporté tous nos soins dans la constatation de ces deux ordres de faits.

Les résolutions nucléolaires ne sont pas des plus faciles à saisir chez les poissons. Les filaments qui sortent des nucléoles sont généralement ténus; ensuite nous n'avons jamais remarqué un grand nombre de nucléoles se résolvant en même temps. Dans le *Scyllium*, les figures sont plus amples, et c'est là que nous avons rencontré le plus de nucléoles en résolution simultanée. Pendant la première période, en particulier, nous avons vu sur beaucoup d'œufs plusieurs volumineux nucléoles émettre, sous forme de rayons, jusqu'à 8 et 10 figures en goupillon, restant attachées à la masse-mère et remplissant tout le noyau. Nous n'avons rien trouvé de plus

(1) Notre mémoire précédent, p. 212.

beau ni de plus démonstratif chez les batraciens. Nous ne pouvons entrer dans plus de développements en ce moment. Ce serait d'ailleurs inutilement. Car les phénomènes qui se passent dans la vésicule des poissons ne sont que la copie fidèle, à part de nombreux détails secondaires, cela va sans dire, de ceux que nous avons décrits minutieusement chez les urodèles.

C'est pourquoi nous n'hésitons pas à assimiler le travail de Rückert à celui de Born. Tous deux ont le même défaut capital : celui de rattacher toutes les figures au boyau primitif et d'en faire un seul élément se maintenant pendant toute la durée du développement jusque dans les couronnes polaires. Cette erreur, il n'est plus besoin de le dire, provient de ce qu'ils ont méconnu la nature et le rôle des nucléoles et, par suite, n'ont pu saisir l'origine des figures qu'ils avaient sous les yeux. Toutes les critiques que nous avons formulées contre le travail de Born sont applicables dans toute leur intégrité au mémoire de Rückert; il serait superflu d'insister davantage.

M. Hohl.

Dans son travail sur l'œuf de la poule, Hohl(1) a mentionné et figuré, à un certain stade du développement, des goupillons barbelés, sa fig. 7, analogues à ceux des urodèles; il a aussi rencontré ces images, dit-il à la p. 33, chez les tritons et la grenouille. L'auteur considère ces figures comme étant la continuation du boyau primitif. A un moment donné, les goupillons disparaissent et le noyau se remplit de granules chromatiques. Ceux-ci deviennent de plus en plus fins; finalement, il se forme 6 bâtonnets qui probablement interviennent dans les cinèses polaires.

L'auteur revient sur ce sujet dans un travail plus récent (2) et modifie son opinion, à tort peut-être, dans le sens des idées de Born et de Rückert : les goupillons de la fig. 7 ne disparaissent pas; ils donnent naissance à un « *Fadenwerk* «, d'où sortiront plus tard les bâtonnets de la couronne polaire.

On admettrait volontiers que les phénomènes qui se passent dans l'œuf de la poule sont identiques à ceux que nous avons décrits chez les batraciens. D'autant plus que Hohl a constaté à certains stades la disparition du nucléole. Pour se prononcer, il faudrait suivre le sort du gros nucléole primitif des jeunes œufs. Peut-être émet-il des figures de résolution pour être remplacé ensuite par un ou plusieurs nucléoles de nouvelle formation, donnant à leur tour de nouvelles figures, et ainsi de suite jusqu'aux cinèses polaires? Nayant pas étudié cet objet, nous ne pouvons sans témérité pousser plus loin notre critique des observations du savant de Vienne.

(1) Hohl : *Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns*; Sitzb. d. Kais. Ak. d. Wiss. zu Wien, B. 99, Juli 1890.

(2) Hohl : *Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugethieren*; Ibid., B. 102, Juni 1893.



CHAPITRE III.

Nucléoles. — Opinion des auteurs.

Nous jugeons utile de passer en revue les opinions de nos devanciers concernant les nucléoles des batraciens; nous trouverons ainsi l'occasion de rectifier certaines opinions, de signaler plusieurs erreurs et, en même temps, de compléter l'exposé que nous avons fait de l'histoire de ces corps intéressants dans notre premier travail (1).

I. *Origine des nucléoles.*

Les auteurs ne se sont quasi pas occupés de l'origine des nucléoles *primaires* des batraciens. Ainsi, Born se contente d'affirmer qu'on en trouve un ou quelques-uns dans les jeunes œufs. Jordan, au premier abord, semble plus explicite. Les premiers nucléoles, dit-il, sont rangés le long des filaments, peut-être dedans, et paraissent se former de leur substance. Mais il faut remarquer que les nucléoles, dont parle l'auteur, ne sont que des amas de résolution du filament primitif, ses fig. 4 et 14, amas qui sont destinés à subir la désagrégation granuleuse, et non à former des nucléoles.

Quant aux nucléoles *secondaires* et *tertiaires*, leur origine, leur mode de formation et, à plus forte raison, l'existence de leurs nombreuses générations successives, sont restés lettres closes pour nos devanciers. Plusieurs savants admettent, il est vrai, qu'ils dérivent par étranglement ou fragmentation des premiers nucléoles; nous savons qu'il n'en est pas ainsi (2). Born avoue, p. 47, ne pouvoir les rattacher aux nucléoles primaires. Leur nombre, dit-il, augmente beaucoup avec l'âge de l'œuf, mais l'auteur est muet sur la manière dont se fait cette multiplication. Jordan tient le même langage.

Nous avons esquissé dans notre travail précédent (3) la formation des premiers nucléoles secondaires à l'aide des granules de résolution de l'élément antérieur, en renvoyant le lecteur pour plus amples renseignements à l'explication de la Pl. XII. Nous avons, en effet, reproduit dans cette

(1) Mémoire précédent, p. 273 et suivantes.
(2) Mémoire précédent, p. 281.
(3) Mémoire précédent, p. 277.

Planche trois séries de figures : fig. *P*, du pleurodèle, fig. *S*, de la salamandre, fig. *T* et *T. A*, du triton alpestre, qui ont pour but de montrer les détails de cette remarquable élaboration. Nous regrettons de nous voir forcés d'ajourner encore la publication de cette planche jusqu'au mémoire suivant. Nous espérons néanmoins nous faire comprendre du lecteur, grâce à la FIG. **15**, PL. XIII, qui a trait à l'axolottl, la formation des nucléoles étant identique chez tous les urodèles.

Nous savons que les granules issus du boyau primitif ou des figures nucléolaires de la première période émigrent vers la périphérie du noyau et viennent se blottir contre la membrane. D'abord dispersés sans ordre, ils ne tardent pas à se grouper en amas sur les trabécules du réseau, FIG. *P*, *b*. Cette figure représente la calotte supérieure d'un noyau, vue de face. Les granules y sont en voie d'opérer leurs premiers groupements : les uns linéaires, les autres triangulaires, quadrangulaires, hexagonaux, etc. Ceux-ci sont formés d'un petit nombre de granules, et doivent être considérés comme les groupes primordiaux des futurs nucléoles. Ils viennent toujours se placer aux nœuds ou points de jonction des trabécules qui circonscrivent les mailles; nous avons maintes fois vérifié ce détail. On trouve cependant parfois des granules sur le trajet d'une trabécule entre ceux qui sont en position nodale. Les fins filaments que l'on aperçoit entre les groupes ne sont que les travées du réseau plastinien.

Les granules primitifs qui constituent ces amas peuvent rester distincts pendant quelque temps, mais bientôt, en grossissant, ils viennent à se toucher et à se fusionner, apparemment, en une sphérule minuscule. Ces sphérules se voient très distinctement sur la FIG. **15** de l'axolottl, ainsi que sur la FIG. *P*, *a*, et sur la FIG. *T. A*; nous les avons remarquées chez tous les urodèles que nous avons étudiés.

Pour former les nucléoles, ces groupes ou sphérules se réunissent plusieurs ensemble, parfois en nombre considérable, ainsi qu'on le voit sur nos figures, en particulier sur la FIG. **15**. La disposition qu'ils affectent est variable et souvent assez compliquée; néanmoins c'est la forme étoilée qui prédomine. Il se forme d'abord un groupement médian, puis d'autres groupes viennent se ranger en cercle, à une certaine distance du centre, au sommet des rayons qui partent de ce dernier et qui ne sont eux-mêmes que des trabécules du caryoplasme, FIG. *S*, *a* et *b*, FIG. **15**, *a*, *b*, *d*, *e*. Ces groupes étoilés primaires peuvent aussi à leur tour s'agencer de la même façon en donnant naissance à un groupe étoilé composé et très complexe;



la FIG. *P*, *d*, à gauche, en reproduit un magnifique exemple, ainsi que la FIG. **15**, *d*, *e*.

C'est chez le pleurodèle que la complication s'est montrée la plus grande. C'est aussi chez cet animal que nous avons constaté le plus d'irrégularité dans l'ordonnance des groupements, témoins *c*, *d* et *e*, à droite, FIG. *P*. On voit sur ces figures que les premiers amas, déjà irrégulièrement étoilés, se sont placés d'une façon plus irrégulière encore, parfois à une grande distance les uns des autres; ils sont alors reliés par des cordons caryoplasmiques qui donnent à l'ensemble l'aspect d'un appareil filamenteux.

Quelles que soient la forme et la complication des groupements définitifs, tous leurs groupes élémentaires se tiennent, grâce au réseau plastinien du noyau, et forment un tout sans discontinuité; pour devenir autonome, l'ensemble n'a plus qu'à se séparer du caryoplasme environnant. Cette séparation se fait sans tarder à l'aide d'une membranule qui s'organise à la périphérie des groupes dans le réseau plastinien, FIG. *P*, *e;* FIG. *S*, *c* et *d;* FIG. *T*, *b*, à gauche; FIG. **15**, *f*, *g*. Habituellement, cette membranule naît tout à fait contre les groupes, de telle sorte qu'on n'en voit que les arcs qui passent d'un groupe à l'autre. Il est aisé cependant, principalement lorsque les groupes sont plus espacés, FIG. *S*, *c*, à droite; ou lorsqu'elle apparaît à une petite distance des amas, FIG. *S*, *d*, à droite, de constater son existence

Mais, c'est surtout sur les volumineux amas du pleurodèle et de l'axolottl, que nous avons pu suivre aisément non seulement la formation de leur membrane, mais tous les phénomènes de leur transformation en nucléoles. La FIG. *P*, *e*, qui a été dessinée avec toute l'exactitude possible, au bord d'une calotte, les indique clairement. Les éléments éparpillés des amas de droite reviennent peu à peu sur eux-mêmes, en se condensant et en prenant une forme plus régulière. Puis la membrane apparaît. Les groupes continuent à se rapprocher de plus en plus, de façon à combler tous les vides, mais sans perdre leur forme filamenteuse, et l'on arrive ainsi au nucléole parfait qui est à gauche de la figure.

Les mêmes phénomènes se constatent avec autant d'évidence chez l'axolottl, FIG. **15**. En *f*, la membranule commence à se marquer, mais d'un côté seulement, et les groupements sont encore éparpillés ou lâchement unis. L'élaboration est plus avancée en *g* : la membrane entoure l'amas tout entier; celui-ci est devenu beaucoup plus compact et les groupes ou sphérules se sont ordonnés en filaments bien visibles; enfin, en *h*, le jeune nucléole est achevé.



Les diverses modifications qui s'opèrent dans les groupements complexes, pendant leur transformation en nucléoles, sont clairement indiquées sur cette FIG. 15, en suivant les lettres de *d* à *h*.

On a représenté en *S*, *d*, à gauche, et en *T*, *c*, quelques nucléoles achevés de la salamandre et des tritons; on y voit encore reliés entre eux les divers groupes élémentaires.

Ainsi, au début, les nucléoles sont toujours structurés, et leur structure est très compliquée. On peut la caractériser en disant qu'ils renferment un appareil filamenteux, portant un très grand nombre de sphérules nucléiniennes; le premier provient du réseau caryoplasmique, les secondes des granules de résolution du boyau primitif ou des figures nucléolaires.

Les nucléoles sont donc des productions nouvelles et douées d'organisation.

Cependant cette structure se masque bientôt; le nucléole, peu de temps après sa naissance, ressemble souvent à une masse homogène. Cela provient de ce que ses sphérules se développent, grossissent et finissent par se toucher et se fusionner, en apparence du moins. Car, en réalité, la structure originelle se maintient. On l'aperçoit dans bien des cas sur les nucléoles quiescents, encore blottis contre la membrane nucléaire; nous avons plus d'une fois appelé l'attention du lecteur sur ce point. Mais c'est surtout à la maturité, lorsqu'ils se portent au sein du noyau, que leur structure se montre dans sa merveilleuse complication; il serait inutile de rappeler nos nombreux dessins qui en témoignent.

Quoi d'étonnant à ce que, au moment de leur déhiscence, ils laissent épanouir ces amples et belles figures dont la complexité est plus admirable encore que la délicatesse!

Les nucléoles sont le chef-d'œuvre du noyau; ils représentent le degré le plus élevé de l'organisation nucléinienne.

Un mot encore sur une apparence qui pourrait induire en erreur. Nous avons représenté en *b*, FIG. *T*, deux nucléoles dans une sorte de vacuole, entourée d'une membranule d'où partent des rayons qui s'étendent dans le caryoplasme. On pourrait croire que cette membranule est celle du nucléole; il n'en est rien. Celle-ci entoure directement les groupes; l'autre avec ses rayons est due à l'action du nucléole sur le caryoplasme extérieur. Il faut identifier ces images avec celles que l'on remarque souvent autour des nucléoles adultes, et qui ont été reproduites bien des fois dans nos Planches, et encore dans la PL. XIII, FIG. 9 et 11 de l'axolottl.

II. *Nombre et volume des nucléoles.*

D'après Born, p. 22, le nombre et le volume de ces corps atteignent leur maximum à son stade IV, c'est-à-dire à notre seconde période; à la fin de cette étape, leur nombre diminue déjà considérablement, « nimmt sehr ab ». Ce n'est pas tout à fait exact.

D'abord, c'est généralement pendant la seconde moitié de la première période et la transition à la seconde, que les nucléoles acquièrent leur plus grande taille; on en trouve souvent de gigantesques : nous venons d'en donner une nouvelle preuve en parlant de l'axolottl, Pl. XIII, fig. **6** et **7**. En outre, durant la troisième période, ils sont encore au moins aussi volumineux que pendant la précédente. Après avoir fouillé un grand nombre d'objets, on doit même reconnaître que c'est pendant la seconde période qu'ils sont les plus petits, à les considérer dans leur ensemble. N'oublions pas, d'ailleurs, que les divers nucléoles d'une même génération présentent presque toujours des variations considérables sous le rapport du volume. Cette question du volume des nucléoles n'a aucune importance; elle en a d'autant moins que les plus volumineux doivent leur origine à la fusion de plusieurs, phénomène qui est toujours accidentel (1) : nos fig. **42** et **43** des tritons.

Quant au nombre des nucléoles, loin de diminuer à partir du stade IV de Born, il augmente encore notablement pendant la troisième période : on peut en compter alors jusqu'à 1000 ou 1200 chez les tritons, tandis que pendant la seconde période leur chiffre ne s'élève guère au-delà de 400 à 600. Il faut bien dire que Born n'aurait pu supputer exactement leur nombre. Car il ignorait l'existence des générations nucléolaires successives. Ensuite, pour arriver à un chiffre exact, il faut avoir soin de compter les nucléoles sur des œufs au moment où une résolution est à son premier début, c'est-à-dire, en ce qui concerne la troisième période, lorsque l'amas central est plein. Plus tard, en effet, quand le centre est vide, de nombreux nucléoles ont déjà disparu. Nous reviendrons plus loin sur ce point qui a échappé également à Born et aux autres observateurs.

(1) Voir mémoire précédent, p. 281.

III. *Nature et rôle des nucléoles.*

O. Schultze.

De l'ensemble de son texte, il résulte que cet auteur a considéré les nucléoles des batraciens comme des nucléoles ordinaires; ainsi, il les compare, p. 199, aux nucléoles des cellules endospermiques de la fritillaire, qui sont certainement plasmatiques. C'est ainsi également que Rückert a compris Schultze; on le verra plus loin.

Mais d'un autre côté, il admet que certains nucléoles, ceux qui se résolvent en premier lieu au milieu de l'amas central de la troisième période, servent à former les nouveaux filaments du *Kerngerüst*, tandis que les périphériques se dissolvent sans prendre aucune part à l'élaboration de ces filaments. D'où il faudrait inférer que les nucléoles des batraciens sont de deux sortes : les uns, en petit nombre, nucléiniens; les autres, plasmatiques. Mais alors ils n'appartiendraient plus tous à la famille des nucléoles ordinaires. En réalité, Schultze a fait confusion dans tout son récit qui, d'ailleurs, est erroné.

D'abord, les nucléoles des batraciens sont nucléiniens. Ensuite, ils se comportent tous de même; ils donnent tous des figures filamenteuses, aussi bien les périphériques que les centraux. Enfin, les granules issus de ces figures ne reproduisent en aucun cas, ni à aucune période l'élément nucléinien filamenteux.

R. Fick.

Fick considère, avec les autres auteurs, les nucléoles des batraciens comme étrangers à l'élément nucléinien et, bien qu'il affirme qu'on trouverait difficilement un objet plus favorable pour l'étude des nucléoles, il ne s'en occupe pas davantage.

Quant à leur rôle, il admet, p. 537, avec Strasburger et Pfitzner que ce sont probablement des réserves nourricières. Cette supposition est aussi déplacée que celle de Rückert, dont nous allons parler.

J. Rückert.

D'accord avec O. Schultze, dit ce savant, je ne vois aucune raison pour considérer les nucléoles, — des poissons et des batraciens, — comme des corpuscules ou taches germinatives, et non comme de vrais nucléoles. En effet, ajoute-t-il, ils ont les mêmes caractères que ces derniers.

Leur substance est différente de celle des chromosomes, comme le montrent les réactions chimiques.



Ils ont une autre structure que les chromosomes.

Enfin, les faits : que les nucléoles peuvent varier en nombre aux différents âges de l'œuf; qu'ils peuvent se fusionner pour former des nucléoles géants; qu'il disparaissent par atrophie ou dissolution avant la formation du fuseau, tous ces faits, dit-il, montrent bien que les nucléoles ne jouent qu'un rôle tout à fait secondaire par rapport aux fonctions des chromosomes.

Quant à leur rôle, voici ce que l'auteur en pense.

Les nucléoles sont en relation étroite avec les chromosomes. Le développement parallèle de ces deux ordres d'éléments, leur croissance simultanée dans l'œuf en voie de développement, ainsi que leur réduction simultanée dans l'œuf mûr le prouvent surabondamment. Mais ces rapports sont seulement d'ordre nutritif : les nucléoles ou bien fournissent certains composés aux chromosomes : peut-être la chromatine, comme l'a indiqué FLEMMING, ou bien leur enlèvent certaines substances, ou bien encore remplissent ces deux rôles à la fois, p. 135 à 139. — Il y a du choix!

Reprenons.

D'abord, pour rentrer dans la réalité, il faut renverser les deux premières propositions de RÜCKERT, et dire :

La substance fondamentale des nucléoles est la même que celle des chromosomes, ainsi que le prouvent leurs réactions chimiques(1).

Les nucléoles ont la même structure que l'élément nucléinien typique, la structure filamenteuse (2).

Ensuite, en ce qui concerne le nombre des nucléoles aux divers âges de l'œuf, qu'importe ce nombre : qu'il y en ait 1,100 ou 1000, du moment que leur ensemble, à chaque moment, représente l'élément nucléinien? L'auteur est évidemment imbu de cette idée que ses chromosomes sont indépendants et se maintiennent en nombre fixe. Or, cette idée est erronée. Car les prétendus chromosomes de RÜCKERT ne sont que des filaments de résolution nucléolaire; ils ne sont donc pas autonomes, indépendants des nucléoles. S'il en est ainsi, leur nombre ne peut être fixe; il dépend du nombre des nucléoles qui entrent en même temps en résolution, nombre qui est nécessairement très variable.

L'argument tiré de la fusion des nucléoles n'a pas plus de valeur. RÜCKERT ne reconnaît-il pas lui-même que les filaments de ses soi-disant

(1) Mémoire précédent, p. 273.

(2) Ibidem, p. 276.

paires de chromosomes se fusionnent au moment de la cinèse polaire? N'est-il pas même obligé d'admettre que deux de ces paires se fusionnent pour former un seul bâtonnet ? Et alors, quelle différence y a-t-il entre les nucléoles et les chromosomes?

Quant à la disparition totale des nucléoles par atrophie ou dissolution avant la formation des globules, c'est une erreur de fait : une portion en est réservée pour fournir les bâtonnets de la figure.

Dans tout ce que l'auteur nous dit sur le rôle des nucléoles, il n'y a non plus que des faux supposés. On ne peut parler du développement parallèle de deux éléments, lorsqu'il n'y en a qu'un : les chromosomes de Rückert, nous venons de le dire, ne sont que les filaments émis par les nucléoles. Ceux-ci ne fournissent pas de substance aux chromosomes, ni ne leur en soutirent, ni ne font les deux choses à la fois ; ils *sont eux-mêmes* l'élément nucléinien!

Born et Jordan.

Born n'est pas explicite en ce qui concerne la nature des nucléoles des tritons; il ne sait ce qu'il doit en penser (p. 47).

Leur colorabilité, dit-il à la p. 66, les rapproche de l'élément chromatique; elle présente pourtant des différences. Ailleurs, il les assimile franchement aux nucléoles plasmatiques. Du reste, d'après Born, on ne sait même pas s'il y a plusieurs sortes de nucléoles.

En proie à une pareille indécision, il n'est pas étonnant que Born ait si mal compris la signification des nucléoles des batraciens. Il leur fait jouer le même rôle qu'aux nucléoles ordinaires. De même que ces derniers, dit-il, ils servent à la vie individuelle de la cellule et non à la multiplication, car ils se dissolvent et disparaissent comme eux avant la cinèse.

Jordan partage à peu près les mêmes idées. Après avoir assimilé les nucléoles des tritons au macronucleus des infusoires, dont ils partageraient les fonctions et le sort, il ajoute, en parlant d'une manière générale de ces corps : » En tout cas, il y a lieu de considérer les nucléoles, là où ils existent, comme des corps en rapport avec l'anabolisme de la cellule. Que Carnoy et d'autres aient constaté qu'il existe des nucléoles de diverse nature, cela ne milite pas contre cette manière de voir (p. 302) «. Les nucléoles ne fournissent pas d'élément nucléinien aux figures.

Reprenons.

Commençons par laisser de côté le macronucleus qui n'a absolument rien à faire ici!



Il convient aussi, avant de parler des batraciens, de dissiper les confusions et les méprises de l'exposé qui précède.

Et d'abord, est-il vrai qu'à l'époque où BORN écrivait (en 1894) on ne savait pas encore s'il y avait plusieurs sortes de nucléoles? Déjà, cependant, en 1884, on avait publié des observations et des recherches microchimiques nombreuses et précises, tendant à démontrer l'existence de plusieurs catégories de nucléoles, en particulier de nucléoles nucléiniens, parmi lesquels on n'avait pas hésité à ranger ceux des batraciens et des poissons (1). Ce qui est plus vrai, ainsi que le fait remarquer ROSSI (1897, p. 205), c'est que les auteurs qui ont suivi, — SCHULTZE, FICK, RÜCKERT, BORN, etc., — n'ont tenu aucun compte de nos observations et n'y ont pas même fait allusion.

En second lieu, est-il vrai, comme l'affirme BORN, que les nucléoles ordinaires servent à la vie de la cellule et non à la multiplication? En 1894 et même plus tard, on discutait encore, sans pouvoir s'entendre, sur la destination de ces corps. Néanmoins, BORN est très affirmatif : ils ne servent pas à la multiplication, *parce qu*'ils se dissolvent avant la cinèse. Cette assertion était au moins prématurée. En effet, si les nucléoles se comportent ailleurs comme chez l'*Ascaris* (2), c'est précisément le contraire qu'il faudrait affirmer aujourd'hui. Car, ils jouent un rôle prépondérant dans la multiplication cellulaire; ce sont essentiellement des organites de division, et c'est *parce qu*'ils se dissolvent qu'ils mettent la cellule en mouvement cinétique.

Est-il vrai, enfin, que la diversité de nature constatée par CARNOY et d'autres ne milite pas contre la manière de voir de JORDAN, à savoir : que les nucléoles, quels qu'ils soient, contribuent exclusivement à l'anabolisme de la cellule? L'opinion de JORDAN pourrait paraître assez singulière, car on croirait volontiers que la fonction d'un corps dépend avant tout de sa nature et de sa constitution. Et, en effet, les deux sortes de nucléoles ont des rôles tout différents. Les plasmatiques mettent le cytoplasme et le caryoplasme en mouvement; les nucléiniens remplissent les fonctions de l'élément qu'ils représentent. Il y a plus. A ne considérer même que la cinèse, leurs rôles sont encore distincts : les premiers contribuent à la formation des asters et du fuseau, les seconds fournissent les bâtonnets de la figure. On ne peut donc souscrire aux assertions de JORDAN.

(1) Mémoire précédent, p. 193 et 199.

(2) La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala;* La Cellule, t. XIII, p. 63.

Ces questions d'un intérêt général étant résolues, nous pouvons examiner brièvement comment BORN et JORDAN ont compris le rôle des nucléoles des batraciens. Comme les autres nucléoles, ils servent exclusivement, d'après eux, à la nutrition de l'œuf.

Pour prouver cette assertion, BORN allègue deux faits : leur nombre toujours croissant à mesure que l'œuf se développe et leur position périphérique : étant blottis contre la membrane nucléaire, ils exercent plus aisément leur influence nutritive sur le cytoplasme.

Passe pour le nombre, bien que la multiplicité d'un corps ne puisse par elle-même nous renseigner sur son rôle. Mais nous avouons ne pas comprendre, dans le cas présent, comment les nucléoles en position périphérique agiraient plus efficacement sur le cytoplasme. Car, au lieu d'y perdre de leur substance, c'est là qu'ils s'accroissent et, lorsqu'ils sont mûrs, ils émigrent vers le centre du noyau; c'est donc aux points les plus éloignés de la membrane nucléaire que se fait la dissolution préparatoire à la nutrition!

Selon nous, la position périphérique des nucléoles a une tout autre signification. Ils prennent cette position pour s'y nourrir en soutirant plus aisément et plus abondamment du cytoplasme les éléments nécessaires à leur développement; au lieu de donner, ils prennent. En cela rien d'étonnant. Très souvent aussi le boyau nucléinien, surtout dans les cellules actives, est appliqué contre la membrane, sans doute pour le même motif, afin d'absorber en abondance les phosphates, l'albumine et autres substances indispensables à l'élaboration des composés nucléiniques et plastiniens.

Il est certain que les nucléoles des batraciens et des poissons concourent à la nutrition de l'œuf. Nous avons dit comment. Les composés nucléiniens qu'ils élaborent en si énorme quantité durant plusieures années sont, à chaque résolution, jetés en grande partie dans le cytoplasme, qui s'en nourrit d'abord et qui transforme ensuite l'excédant en enclaves vitellines (1).

Mais là ne se borne pas leur rôle; ils ne servent pas exclusivement à l'anabolisme de l'œuf. Ils ont un second rôle plus important encore à remplir : celui de fournir, au même titre que l'élément nucléinien typique, les chromosomes aux cinèses polaires.

Les nucléoles des batraciens ont donc une double destination. N'en est-il pas ainsi des autres nucléoles nucléiniens et du boyau typique lui-même?

(1) Voir mémoire précédent, p. 254 et 283.

U. Rossi.

Après avoir rappelé les recherches consignées dans *La Biologie* et celles que nous venions de publier sur la salamandre, Rossi, dans son récent mémoire (1), p. 205, se montre assez disposé à accepter notre manière de voir sur la nature des nucléoles des batraciens. Néanmoins, sans en dire la raison, il maintient son ancienne opinion, conforme à celle de Born et de Jordan, au sujet de la permanence du boyau primitif jusque dans les globules polaires. Nous regrettons que l'auteur n'ait fait aucune observation sur la *Salamandrina* et le *Geotriton*, qui avaient fait l'objet de ses études antérieures, afin de contrôler nos assertions concernant les résolutions nucléolaires de la salamandre. C'était nécessaire avant de se prononcer à nouveau. Nous attendrons ces recherches.

IV. *Résolution des nucléoles.*

1° D'après tous les auteurs : Iwakawa, O. Schultze, Jordan, Rossi, la résolution se ferait seulement à une époque très avancée, à notre troisième période; ils ne parlent, en effet, que de la résolution centrale. Seulement, Rossi fait observer que l'amas central se forme beaucoup plus tôt chez le *Geotriton* que chez d'autres batraciens. Cependant, Born place le début de la résolution à son stade IV, alors que les œufs mesurent de 350 μ à 800 μ, c'est-à-dire à notre seconde période. Mais c'est surtout, ajoute-t-il, aux stades suivants que la résolution est active. Les nucléoles se portent alors tous ensemble à la périphérie *(perimitotisch)* du *Centralkörper*, sans y pénétrer; ils pâlissent et disparaissent. Il conclut que la résolution se prépare peu à peu pendant la seconde période, pour se faire rapidement et en masse pendant la troisième.

Il est vraiment surprenant qu'aucun auteur n'ait constaté la résolution nucléolaire dans les jeunes œufs, c'est-à-dire pendant la période primaire et une partie de la période secondaire. Car son début coïncide toujours avec la désagrégation du filament primitif et, à partir de ce moment, elle se poursuit sans discontinuité et avec la même activité jusqu'à la maturation de l'œuf. Cela est d'autant plus étonnant que les nucléoles de la première étape sont souvent très volumineux et se débitent en un grand nombre de filaments.

2° Ce qui n'est pas moins singulier, c'est que les auteurs ne parlent que

(1) Umberto Rossi : *Contributo allo studio della maturazione et Fecond. degli Anfibi urodeli;* Atti, etc. della Acad. medico-chirurgica di Perugia, vol. IX, fasc. 2, 1897.

d'une seule résolution; à un moment donné les nucléoles existants se portent de la périphérie au centre du noyau pour s'y dissoudre. Cela provient de ce qu'ils n'ont pas remarqué la formation incessante de nouvelles générations nucléolaires, d'existence éphémère. Les nucléoles primaires disparaissent tôt, mais non sans laisser de postérité. A l'aide des produits de leurs figures s'organise une nouvelle génération plus nombreuse, qui disparaîtra à son tour et sera remplacée par une descendance plus nombreuse encore, et ainsi pendant toute la vie de l'ovocyte. Les nucléoles ont la vie courte, mais comme le sphinx, ils renaissent sans cesse de leurs cendres.

Il y a donc une infinité de résolutions successives.

3° D'après tous les auteurs, les nucléoles dans leur marche vers le centre, lors de la résolution, s'arrêtent avant de l'atteindre en l'enserrant de tous côtés; ils se placent, comme dit Born, *perimitotisch*, à l'entour du corps central sans y pénétrer.

Born appelle *Centralkörper* la partie centrale du noyau qui contiendrait, d'après lui, les éléments filamenteux permanents, provenant du boyau primitif.

Nous savons ce qu'il faut entendre par ce mot. Le corps central n'est que l'ensemble des figures émises par les nucléoles qui entrent en activité au même moment. Ces figures ne sont jamais les mêmes : elles disparaissent sans cesse et sont remplacées par de nouvelles, non seulement d'une résolution à l'autre, mais au cours de chaque résolution. Lorsque les nucléoles d'une génération sont épuisés, le centre se dégage des derniers produits de désagrégation et redevient caryoplasme ordinaire, c'est-à-dire *qu'il n'y a plus alors de Centralkörper*. Survient ensuite une nouvelle poussée de nucléoles qui envahissent à leur tour la portion médiane, en s'y pressant sans laisser de vide, comme dans notre FIG. 37. T. Leur résolution commence aussitôt. Elle se fait invariablement du centre vers la périphérie de l'amas, de telle sorte que les figures apparues en premier lieu sont environnées d'une zone assez large de nucléoles. C'est là ce qui a induit Born en erreur, en lui faisant dire que les nucléoles venaient se placer à la périphérie du soi-disant *Centralkörper*, sans y pénétrer. La puissance de la zone de nucléoles va sans cesse en décroissant, à mesure que progresse la résolution, et finit par s'épuiser. Le prétendu corps central, d'abord nul, va donc toujours en augmentant pendant le cours d'une résolution, puis disparaît à nouveau. Ces faits, Born ne les a pas constatés; il n'a pas vu, en particulier, les amas pleins, sans vide ni figures du début (1).

(1) Iwakawa est le seul qui ait figuré ce stade, mais il n'en donne aucune explication.



Sans doute parce que, d'après ses idées, ces amas ne peuvent exister, attendu que le *Centralkörper* se maintiendrait indéfiniment avec l'élément nucléinien qu'il renferme au centre des nucléoles.

4° Quant aux phénomènes intimes de la résolution, les auteurs sont restés dans l'ignorance la plus absolue à leur sujet. Les nucléoles se fragmentent, se ratatinent et se dissolvent intégralement, et c'est tout !

Nous avons dit plus haut que O. SCHULTZE faisait exception. D'après lui, les granules issus de la résolution de quelques nucléoles centraux, à la troisième période, reproduiraient les filaments du *Kerngerüst*, en se plaçant à la file (1), et il apporte à l'appui de son idée sa fig. 23, tirée du *Siredon*. Cette figure n'est pas probante ; bien au contraire. Au lieu d'être en voie de formation, les filaments qu'on y voit sont en pleine désagrégation granuleuse, comme dans nos FIG. **57** et **59**, *a*. Les granules plus volumineux du massif de la partie inférieure de sa figure sont des nucléoles de récente formation, qui sont en voie d'émigrer vers la périphérie; tandis que les granules très ténus de droite, vers le haut, sont un produit direct de la désagrégation du filament, dont il reste une portion non encore résolue.

5° Un mot pour terminer sur une opinion des auteurs, qui se rattache à la *distribution* des nucléoles. Les auteurs en parlant de cette distribution, soit périphérique, soit centrale, mentionnent ce fait que, dans ces deux positions, les plus volumineux sont à l'extérieur et les plus petits à l'intérieur. Le fait est souvent vrai, surtout à certaines étapes. Mais les auteurs font confusion. Ces deux sortes de nucléoles ne peuvent être mises sur la même ligne; ils appartiennent à des générations différentes. Les petits sont de récente formation. Ce sont des sphérules de la résolution qui est en cours, tandis que les volumineux de la périphérie et de l'amas central, qui sont mûrs ou en voie d'émettre leur figure, appartiennent à la génération précédente. Durant les deux dernières périodes, les jeunes nucléoles se forment dans la plage de résolution; ils sont d'abord *internes*, FIG. **59**. Mais aussitôt ils émigrent en traversant la zone des gros nucléoles et deviennent *externes* par rapport à ces derniers, FIG. **45** et **56**. Enfin, en continuant leur marche en bande vers la périphérie, FIG. **29**, **32** et **34**, ils sont d'abord en position *interne*, par rapport aux gros nucléoles blottis contre la membrane nucléaire; mais bientôt ils s'insinuent entre ces derniers pour y achever leur développement.

(1) C'est bien des nucléoles que SCHULTZE fait dériver ces granules, et non du boyau primitif, comme nous l'avons affirmé par distraction à la p. 284 du mémoire précédent,



CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

On peut formuler de la manière suivante les conclusions qui se dégagent de nos deux mémoires sur le développement de l'ovocyte et de la vésicule germinative des urodèles.

1° Les nucléoles des batraciens et des poissons sont nucléiniens : leur genèse, leurs réactions, leur constitution et le rôle qu'ils sont appelés à jouer le prouvent surabondamment.

C'est à tort que Zacharias, Born, Rückert, Jordan, etc. les ont considérés comme des nucléoles ordinaires ou plasmatiques.

2° Le cytoplasme et le caryoplasme des jeunes ovocytes ont une structure très nette; cette structure est réticulaire, et non alvéolaire, comme le voudrait Bütschli.

3° Leur boyau nucléinien est typique et apparemment continu; les bâtonnets de la dernière division des ovogonies n'y restent donc pas indépendants, ainsi que l'a admis Rückert chez les sélaciens.

4° De bonne heure, le boyau donne naissance à un petit nombre de nucléoles primaires. Parfois, cependant, surtout chez certains individus, il est consacré tout entier à cette formation.

5° En aucun cas, le boyau n'est permanent. Il subit très tôt la résolution granuleuse : soit irradiante, soit magmatique, et disparaît comme tel définitivement. Il ne se dérobe donc pas seulement aux regards pour réapparaître ensuite, suivant l'opinion de Rückert; ni ne se reconstitue à l'aide des granules de résolution s'ordonnant à la file, comme l'a prétendu Born.

6° Les granules de résolution se dissolvent; une partie seulement en est réservée pour la formation des nucléoles secondaires. Ceux-ci s'élaborent avec le concours du réseau caryoplasmique contre la membrane nucléaire.

C'est grâce à eux que l'élément nucléinien se maintient et se continue dans l'œuf.

7° Après la résolution du boyau primitif, le noyau ne renferme plus que du caryoplasme et des nucléoles primaires et secondaires. A partir de ce moment, l'histoire de l'élément nucléinien se confond avec celle de ces corps. Toutes les figures que l'on rencontrera dans la vésicule jusqu'aux cinèses polaires ont une origine nucléolaire.

8° En effet, les nucléoles primaires et les premiers nucléoles secondaires s'avancent dans le noyau et y déroulent leurs figures; ce sont ces figures qui font suite au boyau primitif.

Elles sont éphémères. Comme le boyau lui-même, elles se désagrègent en granules, dont une portion contribue à la formation de nouveaux nucléoles secondaires.

Ceux-ci, après avoir achevé leur développement à la périphérie du noyau, produiront à leur tour de nouvelles figures, éphémères comme les précédentes, d'où sortira une troisième génération nucléolaire.

Et ainsi de suite durant tout le développement.

9° La vésicule est donc envahie constamment par de nouvelles formations alternatives de nucléoles et de figures, totalement indépendantes les unes des autres, autant que du boyau primitif. RÜCKERT, BORN, JORDAN, ROSSI, FICK, etc., en rapportant toutes ces figures au boyau originel et en les considérant comme des formes évolutives de ce dernier, ont versé dans des erreurs d'observation.

10° D'après la nature et la constitution des figures nucléolaires, nous avons pu distinguer trois périodes dans le développement de la vésicule :

a) Les figures qui succèdent au boyau primitif sont les plus variables; elles diffèrent d'espèce à espèce et d'individu à individu. Ici, on trouve des magmas; là, des boudins; ailleurs, des serpenteaux; d'autres fois, des goupillons. Chez le pleurodèle et l'axolottl, ce sont les goupillons; chez la salamandre et les tritons, ce sont les serpenteaux; qui prédominent jusqu'à la seconde période.

b) Dès le début de celle-ci, les résolutions deviennent généralement uniformes dans les diverses espèces et chez tous les individus. Mais il existe simultanément plusieurs sortes de figures dans la vésicule : des goupillons irradiants, barbelés et bouclés, ou à filament unique; des pelotons, des filaments simples, etc.

Ce sont les goupillons barbelés et bouclés qui sont les plus importants. Et, lorsqu'ils se sont déjà montrés pendant la première période, comme chez le pleurodèle et surtout l'axolottl, les figures de la seconde période ne sont que la répétition des anciennes, sauf qu'elles prennent plus d'ampleur et arrivent à leur apogée.

c) A la troisième période, les nucléoles donnent tous les mêmes figures; ce sont des goupillons portés par des pattes d'anémone. Celles-ci, très marquées chez la salamandre et le pleurodèle, le sont moins chez l'axolottl et les tritons, et même y font défaut. Les goupillons sont essentiellement les mêmes chez tous les urodèles et dans tous les individus et

dans tous les œufs. Cependant, chez les tritons surtout, on trouve accidentellement d'autres modes de résolution.

En règle générale, les panaches, ainsi que leurs pattes, s'atténuent de plus en plus à mesure que l'œuf avance en âge, pour disparaître à la maturité; les nucléoles émettent alors de simples filaments.

11° BORN n'est pas dans la vérité, lorsqu'il soutient qu'il n'existe qu'une seule sorte de figure depuis la disparition du boyau primitif jusqu'aux globules, à savoir : notre goupillon à filament unique. Ce savant n'a pas remarqué les nombreuses figures de la première période : magmas, boudins, serpenteaux, goupillons. Pendant la seconde, il existe aussi plusieurs sortes de figures qui lui ont échappé, en particulier les goupillons barbelés qui sont de loin les plus importantes. Enfin, durant toute la troisième période, la figure de BORN fait défaut.

12° L'explication donnée par BORN et RÜCKERT de la genèse de leurs figures est tout à fait erronée. Leur origine est nucléolaire; le boyau primitif n'a rien à y voir. Elles se forment à la façon qui a été décrite tant de fois dans nos mémoires.

13° C'est bien à tort aussi que ces savants s'efforcent de rattacher ensemble les figures des deux dernières périodes par le retrait graduel des anses vers la partie axiale et leur transformation finale en filaments simples. Aucune de ces figures n'a de connexion organique avec les précédentes ni avec les suivantes; toutes se désagrègent en ne laissant pour postérité que quelques nucléoles.

14° Aucun auteur n'a constaté le mode de formation des nucléoles, soit primaires soit secondaires ou tertiaires, ni l'existence de leurs nombreuses générations et résolutions successives, ni la désagrégation constante des figures aux divers stades de l'œuf.

15° Les produits superflus de désagrégation des figures : granules ou sphérules, consistant surtout en nucléo-albumines, sont dissous et rejetés dans le cytoplasme, qui s'en nourrit et s'en sert pour élaborer ses réserves vitellines.

16° Celles-ci naissent dans les plages formatrices, en même temps que se fait la vacuolisation du cytoplasme et sa transformation définitive en cordons interposés aux vacuoles. C'est dans ces dernières que viennent se loger les plaques vitellines.

Les plages se montrent généralement pendant la dernière partie de la

première période; leur apparition ne peut donc servir à caractériser la seconde, comme BORN l'a pensé.

17° Il n'y a de division soit longitudinale (RÜCKERT), soit transversale (BORN) de l'élément nucléinien à aucune période du développement. D'abord, l'élément primitif a disparu. Ensuite, leurs prétendues paires de bâtonnets sont des produits nucléolaires voués à la désagrégation. Ils n'ont d'ailleurs jamais vu la division dont ils parlent; ils l'ont supposée d'après des apparences.

18° Au moment des cinèses polaires, une portion des produits de la résolution nucléolaire qui est en cours est consacrée à l'élaboration des bâtonnets des figures. L'opinion de RÜCKERT, BORN, JORDAN, ROSSI, etc., d'après laquelle ils proviendraient directement du boyau primitif persistant, est démentie par l'observation. Ce sujet sera traité avec tous les détails qu'il mérite dans notre prochain mémoire.

En résumé, les auteurs qui se sont occupés de la vésicule germinative des batraciens et des poissons, RÜCKERT et BORN en particulier, ont côtoyé la réalité sans la rencontrer jamais. Ils se sont embarqués sans boussole : car ils ont méconnu la genèse et la nature des nucléoles, et ils ont erré à l'aventure. Ainsi, ils n'ont pas même pu soupçonner la destination ou le rôle de ces corps ni, à plus forte raison, les suivre dans leurs évolutions multiples. Au lieu de cela, ils ont pris pour guide une idée préconçue : l'élément nucléinien primitif des jeunes œufs doit se maintenir tel quel, sans interruption, sous la forme filamenteuse pendant toute la durée du développement et jusque dans les cinèses polaires. C'est pourquoi ils ont rapporté à cet élément toutes les figures nucléolaires et, par cela même, interprété toutes leurs observations d'une façon fantaisiste. Ces deux causes ont donc agi dans le même sens pour égarer les observateurs. Malgré le temps et les soins qu'ils ont consacrés à leurs recherches, d'ailleurs très consciencieuses, nous nous faisons un devoir de le proclamer, ils ont créé une œuvre d'imagination, une sorte de roman.

On ne peut que le regretter. Car plusieurs cytologistes les ont suivis. Ils se sont prévalus de leurs conclusions et de l'autorité qui s'attache à leur nom : les uns pour orienter et interpréter leurs propres recherches; les autres pour appuyer leurs déductions, leurs rapprochements ou leurs vues théoriques sur une foule de questions de biologie générale, telles que la

permanence et l'autonomie des chromosomes, la constitution et la signification des figures polaires, la réduction, l'hérédité, etc., etc.

Or, toutes ces interprétations et élucubrations tombent par le fait même que leur base s'écroule !... (1) Ce sont des rêves bâtis sur des rêves, qui s'évanouissent sans laisser de trace devant la manifestation de la réalité.

(1) Qu'on lise, par exemple, l'article de Rückert lui-même sur la réduction chromatique dans les *Ergebnisse*, 1894, surtout les pages 555 et suivantes.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les figures ont été dessinées autant que possible à la chambre claire et, sauf indication contraire, au grossissement : apoc. 1,30 × 4.

PLANCHE XIII *(Axolottl).*

FIG. **1.** Œuf très jeune; boyau nucléinien typique; trois petits nucléoles primaires; cytoplasme réticulé.

Œuf : 32 sur 28 μ; noyau : 22 sur 18 μ.

FIG. **2.** Le boyau se gonfle et se résout en granules; ceux-ci ont déjà formé plusieurs nucléoles secondaires à la périphérie.

O : 76 sur 60; N : 60 sur 44.

FIG. **3.** Magma typique; les premiers nucléoles secondaires ont grossi; il s'en forme de nouveaux.

O : 200 sur 124; N : 110 sur 90.

FIG. **4.** Les premiers nucléoles mûrs entrent en résolution serpentine au milieu des restes du magma.

O : 240; N : 125, en moyenne.

FIG. **5.** Résolution des nucléoles en goupillons irradiants et filamenteux; restes du magma encore visibles.

O : 230; N : 125 en moyenne.

FIG. **6.** Trois nucléoles géants en résolution simultanée; caryoplasme encore chargé de granules de résolution; aucun élément nucléinien filamenteux dans le noyau.

O : 320; N : 142.

FIG. **7.** Nucléoles semblables plus avancés dans leur débourrement; formation des serpenteaux; caryoplasme dépourvu de granules de résolution.

O : 464 sur 640; N : 124 sur 214.

FIG. **8.** Résolution serpentine typique chez l'axolottl; nucléoles en résolution; les goupillons filamenteux qui commencent à se former sont vus en section sous la forme d'asters; zone périphérique de jeunes nucléoles. Le dessin est réduit de moitié.

O : 680 sur 692; N : 304 sur 308.

FIG. **9.** Goupillons bouclés dans tout leur développement; plusieurs nucléoles donnent des tortillons; les jeunes nucléoles, qui se forment aux dépens des figures, se rendent vers l'extérieur de la plage, où ils forment une zone concentrique, avant de s'intercaler entre les anciens.

O : 776; N : 328, moyenne.



FIG. **10**. Massif central de la troisième période à la fin d'une résolution; goupillons moins amples; les nucléoles nouveaux arrivent déjà à la périphérie et ont grossi notablement; les gros nucléoles périphériques sont mûrs et vont émigrer vers le centre.

O : 1260; N : 420, moyenne.

FIG. **11**. Massif central en pleine résolution; beaucoup de nucléoles n'ont pas encore donné leur figure; les goupillons se sont encore rétrécis; jeunes nucléoles dérivant des figures.

O : 1520; N : 500, moyenne.

FIG. **12**. Massif central au début d'une résolution; quelques nucléoles seulement sont résolus; les petits nucléoles interposés aux volumineux appartiennent à la résolution antérieure.

O : 1540, moyenne; N : 484 sur 464.

FIG. **13**. Résolution déjà avancée; quantité de nucléoles nouveaux dont plusieurs se dissolvent. On voit les filaments barbelés à l'intérieur des nucléoles mûrs; deux de ceux-ci ont émis leur filament. Les goupillons sont de plus en plus rétrécis.

O : 1896 sur 1972; N : 488 sur 500.

FIG. **14**. Quelques nucléoles de l'œuf précédent plus grossis : 1,30 × 8, pour mieux montrer les goupillons intérieurs.

FIG. **15**. Élaboration des nucléoles secondaires à diverses étapes. Voir texte.

PLANCHES VI, VII, VIII *(Tritons)*.

Le chiffre des figures est suivi de A, C ou T, pour indiquer qu'elles sont irées respectivement de l'*alpestris*, du *cristatus* ou du *tæniatus*.

PLANCHE VI.

Première période.

FIG. **1**. A. Jeune ovocyte avec noyau typique; on n'y voit pas de nucléole primaire.

O : 40 sur 32 μ; N : 24 sur 28 μ.

FIG. **2**. A. Noyau plus âgé, dont le boyau s'est gonflé et est devenu granuleux; les trabécules du caryoplasme y sont évidentes; on y remarque un nucléole primaire bien développé.

O : 65 sur 70; N : 40 μ, moyenne.

FIG. **3**. A. Résolution irradiante du boyau; les granules des anses s'échappent sur les trabécules irradiées du caryoplasme; il y a déjà de nombreux nucléoles secondaires à la périphérie.

O : 93; N : 55, moyenne.



FIG. **4**. A. État du noyau après la résolution du boyau primitif; les granules de résolution de ce dernier sont dissous en grande partie; deux nucléoles mûrs ont pénétré dans le caryoplasme pour s'y résoudre.

O : 160; N : 88.

FIG. **5**. A. Le caryoplasme est devenu typique par la dissolution de tous les produits de résolution. Un nucléole émet sa figure; deux autres sont mûrs; d'autres moins avancés s'avancent dans le caryoplasme.

O : 260; N : 140.

FIG. **6**. T. Jeune œuf du *tæniatus*, avec boyau typique; quatre petits nucléoles primaires sont nés aux dépens du boyau.

O : 44 sur 24; N : 28 sur 20.

FIG. **7**. T. Caryoplasme débarrassé de tous les produits de résolution du boyau primitif; les nucléoles plus âgés commencent à se mettre en mouvement.

O : 112 μ; N : 64 μ.

FIG. **8**. T. Résolution du boyau primitif en nucléoles primaires dans des œufs très jeunes; en *a*, *b*, *e*, le boyau a totalement disparu; en *d*, *c*, il en reste des anses; en *f*, le gros nucléole va se résoudre en magma.

a, O : 20; N : 14. — *b*, *c*, *d*, O : 44; N : 24. — *e*, O : 56; N : 28. — *f*, O : 80; N : 60.

FIG. **9**. C. Même phénomène chez le *cristatus*. En *a*, *b*, *c*, l'élément nucléinien s'est aussi intégralement transformé en nucléoles. En *d*, *e*, à côté des nucléoles primaires, des restes du boyau.

a, O : 40; N : 24. — *d*, O : 40; N : 18. — *e*, O : 52; N : 22.

FIG. **10** et **11**. C. Résolution des nucléoles primaires en magma.

FIG. **10**, O : 65; N : 32. — FIG. **11**, O : 88; N : 45.

FIG. **12**. T. Résolution filamenteuse des mêmes nucléoles.

O : 90; N : 50.

FIG. **13**. C. Résolution serpentine dans tout le caryoplasme. Un gros nucléole émet des filaments, dont les ramifications se transformeront en serpenteaux. Un autre nucléole mûr.

O : 180 sur 140; N : 100 sur 84.

FIG. **14**. T. Magma primaire déjà âgé; nucléoles secondaires de plusieurs générations à la périphérie.

O : 72; N : 48.

FIG **15**. T. Les gros nucléoles mûrs se transforment en magma secondaire.

O : 80; N : 52.

FIG. **16**. C. Œuf jeune avec élément nucléinien déjà modifié et accusant la forme en boudin.

O : 50; N : 21.

FIG. **17**. C. Œuf plus âgé avec boudins primaires bien formés; trois nucléoles primaires. — Gross. : D × 2.

O : 104 sur 120; N : 64 sur 68.



FIG. **18**. C. Boudins plus développés et granuleux; trois nucléoles sont mûrs et vont donner des boudins secondaires. — Gross. : D $\times$ 2.

O : 244 sur 180; N : 104 sur 92.

FIG. **19**. C. Boudins secondaires très puissants; nucléoles énormes qui vont se résoudre et continuer la figure. — Gross. : 1,30 $\times$ 4.

O : 240 sur 300; N : 120 sur 104.

FIG. **20**. C. Restes de la désagrégation des boudins; formation de jeunes nucléoles à leur intérieur. Plusieurs générations nucléolaires à la périphérie. — Gross. : D $\times$ 2,

O : 402 sur 380; N : 168 sur 128.

FIG. **21**. T. Résolution serpentine typique succédant à la forme magma. Un nucléole émettant des serpenteaux; plusieurs générations nucléolaires à la périphérie.

O : 240; N : 140.

Seconde période.

FIG. **22**. A. Transition à la seconde période. Caryoplasme hyalin; aucun élément nucléinien en dehors des nucléoles. Deux de ceux-ci émettent de longs filaments divisés en articles et se transformant en goupillons.

O : 340; N : 140.

FIG. **23**. A. Coupe équatoriale d'un noyau en pleine résolution hétérogène. Nucléoles périphériques irréguliers; bande hyaline; plage de résolution bordée d'une zone de jeunes nucléoles; plusieurs sortes de figures; nucléole émettant un goupillon. — Gross. : D $\times$ 2.

O : 640, moyenne; N : 292 sur 200.

FIG. **24**. A. Divers nucléoles de l'***alpestris*** en résolution durant la seconde période, produisant plusieurs sortes de figures.

FIG. **25**. C. N. B. C'est par erreur que cette figure porte la lettre A; elle appartient au *cristatus*.

a, coupe équatoriale durant la résolution hétérogène, comme à la FIG. **23**. Goupillons bouclés à filament unique; goupillons à barbes indépendantes naissant des disques centraux. Deux nucléoles émettent leurs filaments. — Gross. : D $\times$ 2.

b, un goupillon barbelé plus fortement grossi.

O : 680 sur 820; N : 240 sur 380.

FIG. **26**. C. Nucléoles du *cristatus* en résolution; formation d'un goupillon.

FIG. **27**. T. Goupillons à filaments latéraux très longs, enchevêtrés; zone hyaline périphérique à peine marquée : commencement de la seconde période. — Gross. : 1,30 $\times$ 6.

O : 456 sur 500; N : 200 sur 232.



PLANCHE VII.

FIG. **28.** A. Nucléoles du *tœniatus* en résolution hétérogène.

FIG. **29.** A. Nucléoles irréguliers, dont plusieurs pénètrent dans le caryoplasme, indiquant le début de la seconde période. Trois nucléoles centraux en résolution sphérulaire interne; zone périphérique de ces sphérules-nucléoles. Le caryoplasme est débarrassé des produits de résolution; aucun élément nucléinien filamenteux.

O : 364 sur 320; N : 200 sur 136.

FIG. **30.** A. Noyau provenant du même individu, mais moins avancé; on y voit encore les serpenteaux de la première période; leur mode de formation par fragmentation répétée des nucléoles.

O : 320, moyenne; N : 144 sur 208.

FIG. **31.** T. Caryoplasme dégagé des produits de résolution; aucun élément nucléinien en dehors des filaments nucléolaires. Début de la seconde période. Voir texte.

O : 334 sur 340; N : 128 sur 172.

FIG. **32**. A. Coupe transversale supérieure d'une plage de résolution ellipsoïde, comme celle de la figure suivante. Fin d'une résolution : plus de figures au centre; zone de jeunes nucléoles, dont les premiers formés, plus volumineux, émigrent vers la périphérie.

O : 520; N : 200, moyenne.

FIG. **33.** A. Coupe équatoriale d'un noyau provenant du même individu que FIG **29** et **30**. Résolution sphérulaire des nucléoles. Aucun élément nucléinien filamenteux.

O : 500; N : 200 sur 140.

FIG. **34.** A. Fin d'une résolution à la seconde période. Aucune figure dans la plage; zone de nucléoles nouveaux qui n'émigrent pas encore; nucléoles périphériques mûrs en voie de se porter vers la plage centrale. Caryoplasme presque dépourvu des produits de résolution.

O : 752, moyenne; N : 360 sur 184.

Troisième période.

FIG. **35**. A. Massif central de la troisième période. — Résolution sphérulaire. Provient du même individu que FIG. **29**, **30** et **33**.

O : 880; N : 310.

FIG. **36.** A. Noyau vu à un faible grossissement : D $\times$ 2, avec massif central au début de la troisième période, en *a*. Deux sortes de résolution : au centre, des goupillons; en dehors du massif, des sphérules. Caryoplasme rayonnant. — En *b*, un nucléole central, fortement grossi, 1,30 $\times$ 8 : boyau nucléinien, nucléoplasme réticulé, membrane : un vrai noyau.

O : 960; N : 352 sur 260.

FIG. **37.** T. En *a*, coupe équatoriale au début d'une résolution. Le massif central est compact et plein, sans figures; le caryoplasme est absolument hyalin; aucun élément nucléinien filamenteux. Environ 1000 nucléoles. Gross. : D $\times$ 1.

En *b*, nucléoles centraux fortement grossis : 1,30 × 8; leur structure filamenteuse.

O : 940, moyenne; N : 220 sur 390.

FIG. **38**. A. Coupe équatoriale à travers un œuf portant une fossette. Massif central avec quelques filaments. Caryoplasme hyalin, sans produits de résolution. — Très faible grossissement : A × 2.

FIG. **39**. A. Centre du massif précédent, fortement grossi : 1,30 × 8. Au centre, cinq nucléoles en résolution filamenteuse. Dans les nucléoles encore intacts, vacuole repoussant l'élément nucléinien contre la paroi sous la forme d'un croissant ou d'un anneau.

O : 970; N : 420 sur 220.

FIG. **40**. A. Portion centrale d'un massif avec caryoplasme dégagé des granules de résolution; une quinzaine de nucléoles se débourrant en filaments.

En *b*, quelques nucléoles plus grossis : 1,30 × 8, pour mieux montrer l'élément nucléinien interne. — 850 nucléoles mûrs, dont 650 au massif et 200 encore à la périphérie.

O : 1016; N : 330.

FIG. **41**. A. Même stade que le précédent. Nucléoles se débourrant en deux filaments croisés, ou en un filament replié sur lui-même, simulant des paires issues d'une division longitudinale. — 632 nucléoles dans le massif, aucun à la périphérie.

O : 1030; N : 370, moyenne.

FIG. **42**. T. Noyau vu à un faible grossissement : D × 2. Résolution en goupillon au centre du massif; résolution filamenteuse au dehors. Nucléoles géants formés par la fusion de plusieurs. Environ 340 nucléoles centraux et 200 en dehors; plus aucun à la périphérie.

O : 920 sur 1020; N : 360 sur 240.

PLANCHE VIII.

FIG. **43**. A. En *a*, noyau à la fin d'une résolution et au début de la suivante. Il n'y a plus que cinq nucléoles non résolus. Les figures se sont désagrégées; il n'en reste plus que des débris, en *b*. Les nucléoles jeunes sont déjà à la périphérie. Les anciens se mettent en mouvement vers le centre, plusieurs se sont fusionnés en nucléoles géants.

O : 910; N : 310.

FIG. **44**. A. Résolution qui vient de commencer. Il ne reste plus que quelques nucléoles mûrs à la périphérie, dont plusieurs sont en mouvement. Deux sortes de résolutions : l'une, centrale, en tortillons; l'autre, extérieure, en filaments épais.

O : 1256; N : 342, moyenne.

FIG. **45**. A. Résolution en pleine activité. Il y a encore au centre plus de 500 nucléoles non résolus. Au milieu, plusieurs nucléoles en voie d'émettre leurs goupillons; ceux-ci sont très étroits. La figure est remplie de jeunes nucléoles, provenant de la résolution qui est en cours.

O : 1100; N : 320.



FIG. **46**. T. Résolution sphérulaire; le caryoplasme est rempli de produits de désagrégation des figures. Environ 750 nucléoles, dont 380 dans l'amas et 370 en voie d'émigration.

O : 1200; N : 340.

FIG. **47**. T. Résolution nucléolaire en goupillons assez amples et munis de pattes, au début de la troisième période; les nucléoles ont encore la forme irrégulière de la période précédente.

O : 870; N : 300.

FIG. **48**. A. Goupillons semblables; à gauche, plusieurs se sont désagrégés; leurs disques centraux se sont transformés en jeunes nucléoles.

O : 910; N : 365.

FIG. **49**. A. Même résolution; les pattes des goupillons sont encore engagées dans les nucléoles.

O : 950; N : 350.

FIG. **50**. A. Désagrégation simultanée des goupillons de la plage; en bas, un reste de ces figures. Les granules sont entraînés par deux courants polaires dans tout le caryoplasme.

O : 1280; N : 360.

FIG. **51**. A. Une résolution qui touche à sa fin. Il n'y a plus qu'une dizaine de nucléoles non résolus dans le massif central. Goupillons moins amples. Nombreux nucléoles jeunes, formés aux dépens des figures. Deux nucléoles en voie d'émettre leur goupillon.

O : 1280; N : 420.

FIG. **52**. A. Fin d'une résolution analogue à la précédente. Un seul nucléole non résolu. La partie centrale du massif a seule persisté. Les cordons sont désagrégés, beaucoup de granules et de sphérules sont en voie de dissolution. Environ 300 nucléoles périphériques mûrs.

O : 1100; N : 370.

FIG. **53**. A. Même état. Massif encore plus rétréci; deux nucléoles seulement non résolus. Environ 200 nucléoles périphériques à maturité.

O : 1300; N : 400.

FIG. **54**. A. Résolution avec goupillons dont les barbes sont très réduites et presque invisibles. Jeunes nucléoles naissant des cordons.

O : 1200; N : 375.

FIG. **55**. T. Œuf assez jeune, au commencement de la troisième période. Début d'une résolution : tous les nucléoles ne sont pas encore parvenus jusqu'au centre; 4 seulement ont donné leur figure filamenteuse. En *a*, noyau au grossissement de D $\times$ 2. En *b*, centre grossi plus fortement; il reste quelques granules de la résolution précédente dans le caryoplasme.

O : 920 sur 940; N : 320 sur 380.

FIG. **56**. T. Résolution semblable d'un œuf un peu plus âgé; une dizaine de nucléoles résolus. Zone de petits nucléoles de la résolution antérieure. Environ 600 nucléoles au massif central; tous jeunes à la périphérie.

O : 1000 sur 1080; N : 332 sur 400.



FIG. **57**. T. Désagrégation en granules de filaments semblables.

O : 980 sur 1128; N : 292 sur 372.

FIG. **58**. A. Commencement d'une résolution filamenteuse semblable, avant la formation des globules polaires. Une dizaine de nucléoles seulement ont émis leurs filaments. Ceux-ci se replient ou se croisent en simulant des paires de division. Environ 400 nucléoles centraux.

O : 1300 sur 1420; N : 420 sur 500.

FIG. **59**. A. En *a*, portion d'un noyau avec massif central en désagrégation, à la fin d'une résolution; gross. : D × 2. Tous les nucléoles restant ont été reproduits. Le caryoplasme est farci de granules de résolution. En *b*, même massif plus grossi; parmi les granules, des sphérules-nucléoles se montrent sur les filaments. — A la périphérie, on compte environ 450 nucléoles jeunes en voie de développement.

O : 1300; N : 440, moyenne.



BIBLIOGRAPHIE

LISTE ALPHABÉTIQUE DES TRAVAUX CITÉS DANS NOS DEUX MÉMOIRES.

Altmann : Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen; Leipzig, 1890.

Auerbach : Zür Kenntniss der thierischen Zellen; Sitzungsber. d. Akad. Berlin, 1890.

Bellonci, G. : Sui nuclei polimorfi delle cellule sessuali degli Anfibi; Mem. d. R. Accad. d. Scienze di Bologna; aprile 1886.

Born : Die Reifung des Amphibieneies und Befruchtung unreifer Eier bei Triton tæniatus; Anat. Anz., VII, 1892.

Id. Die Struktur des Kernbläschens in Ovarialei von Triton tæniatus; Arch. f. mikr. Anat., t. 43, 1894.

Balbiani : Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire; Rec. zool. suisse, V, 1888.

Id. Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés; Ann. de micrographie, IV, 1892.

Boveri : Zellenstudien, I und II, Jena, 1887-1888.

Bolles Lee : La régression du fuseau caryocinétique. Le corps problématique de PLATNER et le filament intercellulaire de ZIMMERMANN dans les spermatocytes des Helix; La Cellule, t. XI, 1, 1895.

Id. Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau caryocinétique dans les spermatocytes des Helix; La Cellule, t. XI, 2, 1896.

Bütschli : Weitere Mittheilungen über die Struktur des Protoplasmas; Verhandl. der naturf. med. Vereins, Heidelberg, N. F., IV. Bd., 4. Hft., 1890.

Id. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma; Leipzig, 1892.

J. B. Carnoy : La Biologie cellulaire; Lierre-Louvain, 1884.

Id. La Cytodiérèse chez les Arthropodes; La Cellule, t. I, 2, 1885.

Id La Vésicule germinative de l'*Ascaris megalocephala*; La Cellule, t. II, 1, 1886.

Id. La Cytodiérèse de l'œuf chez quelques nématodes; La Cellule, t. III, 1, 1886.

J. B. Carnoy et Lebrun : La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala*; La Cellule, t. XIII, p. 63.

Chittenden : Neuere physiologisch-chemische Untersuchungen über die Zelle; Biol. Centralbl., XIV, 9-10, 1894.

Crato : Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden; Bot. Zeit., LI, 1893.

Creti : Sulla degenerazione fisiologica prim. d. vitello d. ova, etc.; Ricerche, etc., publicate dal prof. Todaro; Roma, 1893.

Demoor : Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule; Arch. de Biologie, XIII, 1894.

Detmer : Manuel technique de physiologie végétale; Paris, 1890.

Fick : Ueber die Reifung und Befrucht. d. Axolottleies; Leipzig, 1893.

Flemming : Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung; Leipzig, 1882.

Gilson : On the affinity of nuclein for iron and other substances; Rep. British Assoc. for the advancement of sc., 1892.

Grönroos : Zur Entwickelungsgeschichte des Erdsalamanders; Anatom. Hefte, Bd. 6, Heft III, 1896.

Grüber : Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen; Ber. der naturf. Ges., Freiburg i. Br. I, 1882.

Halliburton : On the chemical physiology of the animal cell; Brit. med. Journ., 1895.

Heidenhain : Ueber Kern und Protoplasma; Leipzig, 1892.

Id. Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellprotoplasma; Arch. f. mikr. Anat., t. 43, 1894.

Id. Cytomechanische Studien; Arch. für Entwickelungsmech., I, 4, 1895.

Heine : Die Mikrochemie der Mitose, zugleich eine Kritik mikrochemischer Methoden; Zeitschr. f. physiol. Chemie, XVI, 1896.

O. Hertwig : La cellule et les tissus; Paris.

Id. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung, etc.; Morphol. Jahrb., 1877, t III.

Hofer : Experimentelle Untersuch. über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma; Jenaische Zeitsch. f. Naturwiss., XXIV, 1890.

Holl, M. : Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns; Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Abt. III, Juli 1890.

Id. Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren; Ibid., Juni, 1893.

Iwakawa : The genesis of the egg in Triton; Quat. Journal, vol. XXII, new series, 1882.

Jordan : The developpement of the newt; Journal of morphology, vol. VIII, n° 2, 1893.

Kossel : Ueber die chemische Zuzammensetzung der Zelle; Verhandl. d. physiol. Ges., Berlin, XVI, 5-6, 1891.

Id. : Ueber einen peptonartigen Bestandtheil des Zellkernes; Zeits. f. physiol. Chemie, VIII, 1884.

Kossel und Neumann : Ueber Nucleïnsäure und Thyminsäure; Ibid., XXII, 1896.

Kossel : Ueber die basischen Stoffe des Zellkernes; Sitzb. d. Preuss. Akad. d Wiss., XVIII, 1896.

Leydig : Beiträge zur Kenntniss d. thier. Eies, etc.; Spengel's zool. Jahrb., III, 1888.

Lilienfeld : Zur Chemie der Leucocyten; Zeitschr. f. physiol. Chemie, XVIII, 1894.

Loeb : Experiments on cleavage; Journal of Morphology, VII, nº 2.

Id. Ueber Kerntheilung ohne Zelltheilung; Arch. f. Entwickelungsmechanik d. Organismen, II, 2, 1895.

Loeb et Hardestj : Ueber die Localisation der Athmung in der Zelle; Pflüger's Archiv, Bd. 61, 1895.

Malfatti : Beiträge zur Kenntniss der Nucleine; Zeitschr. für physiol. Chemie, XVI, 1892.

Macallum : On the demonstration of the presence of iron in chromatin by micro-chemical methods; Proc. Roy. Soc , vol. I, 1891.

Id. On the distribution of assimilated iron compounds, other than hœmoglobin and hœmatins in animal and vegetal cells; Quater. Journ. of microsc. Sc., vol. 38, part. 2, new series.

Meunier : Le nucléole des *Spirogyra*; La Cellule, t. III, 1887.

Milroy : Ueber die Eiweissverbind. der Nucleinsäure, etc.; Zeitsch. f. phys. Chemie, XXII, 1896.

Mingazzini : Corpi lutei veri e falsi, etc.; Ricerche, etc., publicate dal prof. TODARO, Roma, 1893.

Moll : Observations on karyokinesis in *Spirogyra*; Verh. d. kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam, 2e sectie, deel I, nr 9, 1893.

Nussbaum : Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. I. Mittheilung. Die spontane und künstliche Theil. der Infusorien; Archiv f. mikr. Anat., XXVI, 1880.

Id. Zur Differenzirung d. Geschl. im Thierreich; Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880.

Reinke : Zellstudien; Arch. f. mikr. Anat., t. 43, 1895.

Id. Zellstudien, 2. Theil; Ibid., t. 44, 1895.

Rossi, U. : Contributo allo studio, etc., delle uova d anfibi; Publicazioni del r. istituto di studi superiori pratici in Firenze, 1895.

Id. Contributo allo studio della maturazione e fecondazione degli anfibi urodeli; Atti, etc., della Acad. medico chirurgica d. Perugia, vol. IX, fasc. 2, 1897.



Rückert : Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern; Anat. Anz., VII, 1892.

Id. Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen; Erg. f. Anat. u. Entwick., 1894.

Rüge : Vorgänge am Eifollikel d. Wirbelthiere; Morph. Jahrb., t. 15, 1889.

Schneider : Zellstrukturen; Zool. Anz., 1891, nº 335.

Id. Untersuchungen über die Zellen; Arb. aus d. zool. Inst, Wien, IX, 2, 1891.

Schultze, O. : Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies; Zeits. f. wiss. Zool., XLV, 1887.

Schwarz : Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas; Beitr. zur Biologie der Pflanzen, V, 1, 1887.

Strasburger : Zu dem jetzigen Stande der Kern und Zelltheilungsfragen; Anat. Anz , VIII, 1893.

Tswett : Études de physiologie cellulaire, etc ; Dissert., Genève, 1896.

Valaoritis : Die Genesis des Thier-Eies; Leipzig, 1882.

Van Beneden et Neyt : Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique de l'ascaride mégalocéphale; Bull. Acad. des Sc. de Belgique, 1887, 3e série, t. XIV.

Verworn : Biologische Protisten Studien; Zeitschr. f. wiss. Zool., XLVI, 1888 et L, 1890.

Id. Psycho-physiologische Protisten-Studien. Experimentelle Untersuchungen; 1889.

Id. Die physiologische Bedeutung des Zellkerns; Arch. f. d. ges. Phys. d. Menschen und d. Thiere, Bd. LI, 1891.

Will : Ueber die Entstehung d. Dotter, etc., bei den Amphibien; Zool. Anz., VII, 1884.

Wilson : Archoplasm, centrosom and chromatin in the sea urchin egg; Journal of morphology, XI, 1895.

Wilson et Mathews : Maturation, fertilisation and polarity in the echinoderm egg. New light on the « quadrille of centres »; Ibid., X, 1895.

Zacharias : Beiträge z. Kenntn. des Zellkerns und der Sexualzellen; Bot. Zeit., 1887.

Id. Erwiederung; Ibid., 1888, t. 46, nos 5, 6.

Id. Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen; Flora, 1895, Ergänzungsbd., Bd. 81, Hft. 2.

TABLE DES MATIÈRES

URODÈLES.

III.

L'Axolotl.

Métamorphoses de l'élément nucléinien.

IV.

Les Tritons *(tæniatus, alpestris, cristatus).*

CHAPITRE I.

Développement des ovocytes.

Métamorphoses de l'élément nucléinien.

CHAPITRE II.

Critique des auteurs.

CHAPITRE III.

Nucléoles. — Opinion des auteurs.

